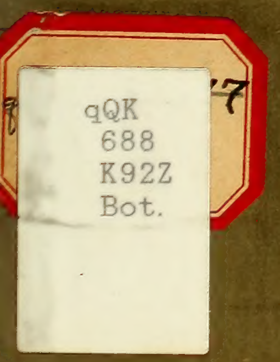
Krick Fr.

Ueber die Rindenknollen d. Rothbuche.

lochz plates





# Über die Rindenknollen der Rotbuche.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

einer

hohen naturwissenschaftlichen Facultät

der

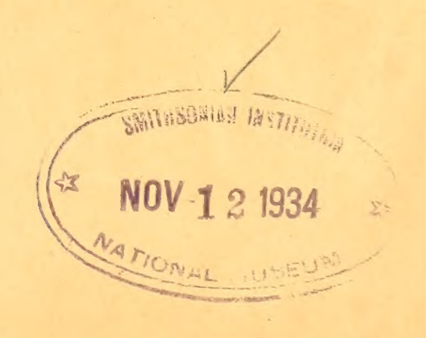
Eberhard-Karl-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

**Friedrich Krick,** Forstreferendär I. Kl.

aus Heidenheim a. d. Brenz.





Angenommen von der Facultät am 4. März 1891.

Vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Tübingen auf Anregung des Herrn Professor Dr. **H. Vöchting** ausgeführt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Professor Dr. **Vöchting**, Herrn Privatdozent Dr. **Zimmermann** und Herrn Dr. **Rosen** für die wohlwollende Unterstützung, welche sie mir bei meinen Untersuchungen zu Teil werden liessen, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Separat-Abdruck aus Luerssen's Bibliotheca botanica. Heft XXV. 1891.
Theodor Fischer, Cassel.

# Über die Rindenknollen der Rotbuche.

---

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

einer

**hohen naturwissenschaftlichen Facultät**

der

Eberhard-Karl-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

**Friedrich Krick,** Forstreferendär I. Kl.

aus Heidenheim a. d. Brenz.

Angenommen von der Facultät am 4. März 1891.

Vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Tübingen auf Anregung des Herrn Professor Dr. **H. Vöchting** ausgeführt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Professor Dr. **Vöchting**, Herrn Privatdozent Dr. **Zimmermann** und Herrn Dr. **Rosen** für die wohlwollende Unterstützung, welche sie mir bei meinen Untersuchungen zu Teil werden liessen, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Separat-Abdruck aus Luerssen's Bibliotheca botanica. Heft XXV. 1891.
Theodor Fischer, Cassel.

# Ueber die Rindenknollen der Rotbuche.

Von **Fr. Krick.**

## Einleitung. Litteratur.

In der Rinde verschiedener Holzgewächse finden sich kugelige oder ellipsoidische Gebilde, welche einen eigenen Holzkörper, ein eigenes Cambium und eine eigene Rinde haben und weder mit dem Holzkörper noch mit dem Cambium des Stammtheils, an welchem sie sitzen, in Verbindung stehen. Diese Bildungen waren schon mehrfach Gegenstand von Untersuchungen und werden mit verschiedenen Namen bezeichnet, wie: Knollenmaser, Maserknollen, Kugeltriebe oder Sphäroblaste, Holzkugeln, Holzknollen und Rindenknollen. Der für die vorliegende Arbeit gewählte Name „Rindenknollen" ist der Abhandlung C. von Gernet's „Ueber die Rindenknollen von *Sorbus aucuparia*"[1]) entnommen. Wenn auch die botanische Definition von Knolle auf unsere Gebilde nicht ganz genau passt, da sie nicht mit Niederblättern besetzt sind, so ist doch ihre Gestalt eine knollenförmige, und die wesentlichen Bestandtheile des Stammes sind, wenn auch nicht in fleischiger Consistenz, in ihnen enthalten; die Rinde aber ist als Ort ihres Vorkommens für diese Gebilde so charakteristisch, dass dies schon in der Benennung ausdrücklich hervorgehoben werden sollte.

Ueber die Entstehung und Entwicklung der Rindenknollen gehen die Ansichten der einzelnen Forscher sehr auseinander, wie nachstehende Zusammenstellung der Resultate ihrer Untersuchungen zeigt.

Die ältesten Untersuchungen über diesen Gegenstand sind vielleicht die Dutrochet's[2]). Derselbe fand in der Rinde dikotyler Bäume Holzknötchen („nodules ligneux"), die er als Adventivknospenanlagen („embryons gemmaires adventifs") ansieht, welche in ihrer Entwicklung gehemmt sind. Dieselben sind also ursprünglich nicht in Verbindung mit dem Holzkörper des Stamms, können aber später mit diesem in Zusammenhang treten. Geschieht dies, so bildet sich nach Dutrochet eine Knospe, („bourgeon"); solange oder sofern dieser Zusammenhang aber nicht eintritt, vegetiren diese „Knospenembryonen" in der Rinde des Mutterstammes, sind mit einer eigenen Rinde bekleidet und legen concentrische Holzschichten an.

Lindley[3]) leitet die Rindenknollen ebenfalls von Adventivknospen ab; er hebt als besonders

---

[1]) C. von Gernet: „Ueber die Rindenknollen von *Sorbus aucuparia*." Moskau 1860.

[2]) Observations sur la forme primitive des embryons gemmaires des arbres dicotylédonés. 1837. (Nouv. Mém. du Mus. d'Hist. nat. IV.)

[3]) Lindley, „Theory and Practice of Horticulture." S. 44.

bemerkenswerthen Fall der letzteren auch die „Embryoknospe" („embryo-bud") hervor, „ein Name, den man auf die Knollen, Knorren, Knoten oder harte Bildungen angewandt hat, welche man in der Borke verschiedener Bäume findet, die gelegentlich die Fähigkeit zu haben scheinen, das Individuum fortzupflanzen trotz ihres formlosen und verhärteten Zustandes." So sollen nach Manetti die Knollen alter Oelbäume in Italien als „Uovoli" gepflanzt werden und junge Oelbäume liefern.

Treviranus, der ebenfalls Dutrochet's Untersuchungen erwähnt, spricht sich nicht bestimmt über die Entstehungsursache der Rindenknollen aus; dagegen erscheint es mit Beziehung auf die in der nachstehenden Abhandlung anzuführenden Beobachtungen bemerkenswerth und auffallend, dass er in den von ihm untersuchten Cedernknollen keine Markstrahlen finden konnte.

Trécul,[1]) welcher die Ausführungen Dutrochet's theilweise wörtlich wiedergibt, kommt nach seinen eigenen Untersuchungen zu einem ganz anderen Resultat. Er untersuchte besonders die Knollen („loupes") der Hainbuche und fand, dass diese sich immer aus einer Knospe entwickeln, welche ursprünglich in Gefässbündelverbindung mit dem Holzkörper des zugehörigen Stammtheils stand. Diese Knospe kann nach mehrjähriger Ruhe neues Leben bekommen und sich entweder zu einem sehr kleinen Zweig ausbilden oder aber, was für uns in Betracht kommt, zu einem kugeligen, ovalen oder quergestreckten Höcker anschwellen, welcher die Knolle im eigentlichen Sinn bildet. „Dieses Anschwellen des (in der Rinde des Stammes liegenden) Holztheils der Knospe beginnt zu einer Zeit, wo sie noch mit dem Holzkörper des Stammes verbunden ist; aber in dem Maasse, als sie wächst, als ihre Achse von der ursprünglichen cylindrischen in die Kugel-Gestalt übergeht, wird ein seitlicher Druck auf die Rinde ausgeübt; diese ihrerseits hebt bei ihrem Dickenwachsthum die Knolle in die Höhe und reisst den Fibrovasalkörper, der sie an dem Holzkörper des Stammes festhielt, ab." Gewöhnlich stirbt nach Trécul die Knospe dann ab; aber die in der Rinde isolirte Knolle „fährt trotzdem fort, eigene Holz- und Rindenlagen zu bilden". Die bisher von Trécul angeführten Knospen, welche Knollen erzeugen, sind also als Proventivknospen aufzufassen; am Schlusse seiner Abhandlung sagt er jedoch, dass bei einigen Bäumen, z. B. bei *Paulownia* auch Adventivknospen, welche nach seiner Beobachtung mit dem Holzkörper immer durch zuweilen sehr dünne Gefässstränge verbunden sind, sich in gewissen Fällen zu Holzknollen umbilden.

Die Angaben Th. Hartig's[2]) stimmen mit denjenigen Trécul's in der Hauptsache überein. Darnach ist das Entstehen einer Rindenknolle ebenfalls stets an das Vorhandensein einer Knospe und zwar in der Regel auch einer Proventivknospe gebunden. Th. Hartig bespricht besonders die Rindenknollen der Rothbuche und führt dieselben auf die als schlafende Augen zurückgebliebenen Kleinknospen[3]) zurück. Er

[1]) Trécul: „Mémoire sur le développement des loupes et des broussins envisagés au point de vue de l'accroissement en diamtère des arbres dicotylédonés." Annal. des scienc. nat. 3. serie Bot. tome XX. Paris 1853. S. 65 ff.

[2]) Th. Hartig: „Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen Deutschlands." Berlin 1852. S. 174—177.

[3]) Zu Hartig's Bezeichnung „Kleinknospen" sei bemerkt, dass er die Seitenknospen der Rothbuche eintheilt in Kleinknospen und Grossknospen. Die Kleinknospen entstehen in den Achseln der untersten (äussersten) Knospenschuppen, welche keine oder vielmehr nur ganz verkümmerte Blätter und nur kleine Seitenknospen, eben diese „Kleinknospen", bedecken. Bei der Entwicklung des Triebs bleiben die Internodien zwischen diesen Kleinknospen ziemlich kurz, so dass die letzteren gedrängt an der Triebbasis stehen. Die weiter oben an der Knospenachse sitzenden Knospenschuppen bedecken Blätter und grösser werdende Blattachselknospen, die „Grossknospen"; die zwischen ihnen liegenden Internodien werden lang. Die Grossknospen entwickeln sich nun nach Hartig entweder zu Langtrieben, welche später zu Zweigen und Aesten heranwachsen, oder zu nur etwa 3—10 mm langen sogenannten Kurztrieben mit wenig Blättern, oder sie entwickeln sich auch gar nicht weiter, sondern bleiben als Proventivknospen zurück; das letztere ist jedoch bei der Buche sehr selten. Dagegen sind es hier die Kleinknospen, welche in der Regel als schlafende Augen oder Proventivknospen zurückbleiben.

schreibt: „Die Lebensdauer der meisten Kleinknospen ist bei der Buche viel beschränkter als bei anderen Laubhölzern. Schon in einem Alter von 20 Jahren sterben viele in ihrem Knospenstamme ab und nur der in der Rinde liegende Theil der Proventivknospe erhält sich noch lange Zeit lebendig, ein parasitisches Leben führend und durch fortdauernde concentrische Holzbildung zu jenen erbsen- bis haselnussgrossen Holzknollen heranwachsend, die über die Oberfläche der Rinde hervortretend üppig gewachsenen Buchenstämmen von mittlerem Alter so eigenthümlich sind.“ An einer anderen Stelle[1]) sagt er: Die nussförmigen Knollen, meist von der Grösse einer Haselnuss, welche man in mittelwüchsigen und älteren Orten hier und da an der Rinde älterer Schafttheile sitzen sieht, sind nichts anderes als Proventivknospen (schlafende Augen), die mit vorschreitendem Alter des Stammtheils von ihrer im Holze liegenden Basis getrennt, selbstständig, gewissermaassen parasitisch in der Rinde fortwachsen, ohne zur Entwicklung eines Längentriebs zu gelangen.“

Endlich kommt Th. Hartig noch in einem neueren Werke[2]) unter der Ueberschrift „Kugeltriebknospen“ auf diese Bildungen zu sprechen. Zum Verständniss der dortigen Ausführungen ist einiges über das von Th. Hartig so benannte „intermediäre Längenwachsthum“ des Proventivknospenstammes vorauszuschicken.[3]) Da die Proventivknospen, wenn sie nicht zur Triebentwicklung gelangen, weder ein Spitzenwachsthum zeigen, noch auch in den Stammtheil, dem sie aufsitzen, einwachsen, sondern stets über die Rinde hervorragen, so muss der bis auf das Mark des Mutterstammes reichende Knospenstamm, wenn diese Verbindung zwischen Knospe einerseits und Mark und Holzkörper des Mutterstamms andererseits ferner erhalten bleiben soll, jährlich um ebensoviel in die Länge wachsen, als der Mutterstamm an der betreffenden Stelle in die Dicke wächst. Dieses Längenwachsthum des Knospenstamms erfolgt nun auf der Strecke, wo derselbe das Cambium des Mutterstamms durchsetzt; dort hat der Knospenstamm ebenfalls ein Cambium, welches seiner Länge alljährlich zwei Stücke einfügt, ein längeres nach innen, welches der Breite des jährlichen Holzrings, und ein kürzeres nach aussen, welches der Breite des jährlichen Bastrings des Mutterstamms entspricht. Dieses intermediäre Längenwachsthum des Knospenstamms ist somit analog dem der Markstrahlen. Wenn nun das intermediäre Längenwachsthum eines Knospenstamms erlischt und infolge davon der die Knospe tragende Theil des Mutterstamms undurchbrochene Jahrringe bildet, so wird die Knospe von ihrem den Holzkörper des Mutterstamms bis aufs Mark durchsetzenden Knospenstamm getrennt. Die weitere Folge davon ist, dass das schlafende Auge entweder abstirbt oder sich nach unten abschliesst und durch alljährliches Anlegen kugelmantelförmiger Holzschichten Knollen oder, wie sie Hartig hier nennt, Kugeltriebe oder Sphäroblaste bildet. Ueber dieselben sagt er dann noch: „Die Sphäroblaste sind zu einer anderen Fortbildung als zur eigenen Vergrösserung in Kugelform nicht befähigt. Findet man auf ihrer Aussenfläche Knospen oder selbst kurze Triebe, so sind diese vor der Sphäroblastenbildung entstanden. Beachtenswerth sind sie nur in Bezug auf ihr parasitenartiges Leben und Wachsen.“

In dem letztgenannten Werke berichtet nun Th. Hartig zwar auch über die Entwicklung von Rindenknollen aus Adventivknospen, z. B. bei der Lärche im Bekleidungsgewebe von Ringwunden.[4]) Da

[1]) a. a. O. S. 212.

[2]) Th. Hartig: „Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen.“ Berlin 1878. S. 231 und 232.

[3]) Das. S. 229—231 und Taf. V. Fig. 9—14.

[4]) a. a. O. S. 231. zu vergl. mit S. 385. Absch. 3.

aber nach seiner Ansicht[1]) Adventivknospen nur im Ueberwallungswulste von Wundrändern oder am Zellgewebe von Wiederbekleidungen auftreten, so kommen sie bei der Entstehung der an unverletzten Stammtheilen sitzenden Knollen für ihn gar nicht in Betracht, und er führt auch demgemäss die letzteren, wie oben angegeben, sämmtlich auf Proventivknospen zurück.

Rob. Hartig[2]) schliesst sich bezüglich der Entstehung der Rindenknollen der Rothbuche ganz der Auffassung Th. Hartig's an; er bemerkt, dass nach dem Aufhören des intermediären Zuwachses ein Theil der schlafenden Augen sich „durch concentrisches Dickenwachsthum des im Rinden- und Bastgewebe liegenden Holztheils des Knospenstammes“ zu den bekannten Holzkugeln (Sphäroblasten) entwickelt, welche „völlig ausser Zusammenhang mit dem Holz des Stammes stehen“.

Von Proventivknospen scheint auch Schacht[3]) die Knollen abzuleiten, da nach ihm dieselben verkümmerte, bei geringer Länge stark in die Dicke gewachsene Zweige darstellen. —

Eine von den bisherigen Auffassungen wiederum abweichende Ansicht vertreten Ratzeburg und besonders Gernet und Sorauer; auch Rossmässler dürfte hierher zu zählen sein. Der Letztere[4]) fand Knollen an älteren Stämmen der Eberesche, welche „nur in der Rinde sitzen, nicht mit dem Holzkörper zusammenhängen“. Sie zeigten im Mittelpunkt ein Mark und um dieses herum einen Holzkörper von concentrisch-schaligem Gefüge. Er nennt sie „eigenthümliche Gebilde“, ohne seine Ansicht über ihre Herkunft näher zu bezeichnen.

Etwas deutlicher spricht sich Ratzeburg[5]) aus. Nachdem er ausgeführt hat, dass es „mehr als wahrscheinlich“ sei, dass der Stickstoff in Verbindungen, welche als Material zur Bildung von Zellen dienen, unter anderem auch der Rinde zu gute komme, sagt er in einer Anmerkung: „Die Rinde kann daher auch wohl zum Bildungsherde ohne Zuziehung von Cambium und Holz werden. Der Satz klingt paradox, mag auch wohl nur selten auf Ausnahmen zu beziehen sein. Er gründet sich auf einen Fund, den ich im Jahre 1856 im Harze in einem Buchenhochwald machte. In dem Orte nahe der Rosstrappe fanden sich ungewöhnlich zahlreiche Rindengallen (kleine Maserknollen) und zwar in der Rinde, nicht bis auf den Holzkörper reichend.“ Hierzu kann man bemerken, dass der letztere Umstand für sich allein noch kein Grund zu der Annahme ist, dass die Rinde hier der selbstständige Bildungsherd der Knollen sein müsse, da die Hartig'schen Knollen ja ebenfalls nicht bis auf den Holzkörper reichen.

Eine ausführlichere Abhandlung über die Rindenknollen der Eberesche liefert Gernet. Er fand dieselben an alten, muthmasslich mindestens 80jährigen Stämmen. Er konnte dabei „keine Spuren von Verwundungen oder Aufreissen der Rinde etwa in Folge von Lenticellenbildung noch von der Rinde aussen ansitzenden abgestorbenen Knospen wahrnehmen“. Die Knollen sassen vereinzelt gewöhnlich am Stamm selbst.[6]) Sie waren stets vom Splint des Mutterstammes durch dessen dazwischen liegenden Bastkörper vollständig getrennt,[7]) und von den kleinsten von ihm beobachteten Knöllchen von 0,5 mm Durchmesser

---

[1]) das. S. 384 und 385.

[2]) Rob. Hartig: „Lehrbuch der Baumkrankheiten,“ Berlin 1882. S. 143.

[3]) Schacht: „Der Baum.“ 1853. S. 134.

[4]) Tharand. Jahrb. 1847. Bd. IV. S. 208.

[5]) Ratzeburg: „Die Standortsgewächse und Unkräuter Deutschland's und der Schweiz.“ Berlin 1859. S. 243. Anm. 1.

[6]) a. a. O. S. 9—10.

[7]) das. S. 8.

behauptet Gernet bestimmt, dass sie „deutlich als ausserhalb der Bastbündel des Stammes zwischen diesen und dem Periderma im Rindenparenchym liegende weisse Pünktchen zu erkennen“ gewesen seien.[1]) Die kleineren Knollen waren meist von kugeliger oder regelmässiger elliptischer Gestalt;[2]) bei den grösseren aber war die untere dem Splint zugewandte Seite konisch zugespitzt.[3]) Die Knollen hatten einen Holzkörper, ein diesen umschliessendes Cambium und eine eigene Rinde.[4]) In den meisten Knollen fanden sich mehrere Mittelpunkte, um welche sich die Holzlagen in Jahresringen anlagerten. Der Kern der Knollen war entweder schwärzlich oder „ein roter Mulm,“ in welchem sich mikroskopisch nur noch Markstrahlzellen sicher erkennen liessen. In den mittelgrossen Knollen von durchschnittlich 1,1 cm Durchmesser zählte Gernet 13—15 Jahresringe, und zwar fand er dieselben auf der innern, dem Stamm zugewandten Seite fast immer breiter als auf der äusseren.[5])

Ausser wirklichen Spiralgefässen und wahrscheinlich auch ausser einem wahren Mark sind nach Gernet's Ansicht alle der Gattung des Mutterstammes zukommenden Elementarorgane und Zellgewebsarten auch in den Kollen enthalten.[6]) Er glaubt bei den ganz kleinen Knollen „eine Grössenabnahme der Zellen vom Centrum der Pheripherie zu und einen allmählichen Uebergang von polyedrischer und quadratischer Form zu peripherisch-gestreckter Form annehmen“ zu können.[7]) Ueber den Faserverlauf in den Knollen gibt Gernet nur einzelne allgemeine Andeutungen. Er sagt unter Anderem: „Durchkreuzung und Verschränkung der einzelnen Holzlagen unter einander verlieh der Schnittfläche meist ein maseriges Aussehen“;[8]) sodann spricht er von einem „vielfach in einander gewundenen Verlauf der verschiedenen Zellcomplexe“ und von einer „concentrischen Anlagerung der übrigen Zellarten um den Kern“.[9]) — Das erste Entstehen der Rindenknollen konnte Gernet nicht beobachten. Er möchte aber „für das erste Stadium oder vielmehr für eine Vorbildung der Knollen eine lokale Ansammlung von Stärkemehl in einigen Zellgruppen des Rindenparenchyms ansehen.“[10]) — Das Absterben der Knollen erfolgt nach Gernet häufig durch „Korkdämme“, wie er Korkwände nennt, welche einen Theil der Knolle oder die ganze gegen innen, also gegen die Nahrungsquelle abschliessen und sich dann wieder dem äusseren Periderm des Stammes anlegen.[11])

Gernet kommt am Schlusse[12]) zur Ueberzeugung: erstens, dass „die Holzknollen der Eberesche Gebilde darstellen, deren Entstehung in der Rinde gänzlich unabhängig von den Gefässbündeln und dem Cambiummantel des Stammes ist“, zweitens, dass „keine Verwachsung mit dem Stammholze stattfinden könne, weil eine solche durch zwischenliegende Bastfasern verhindert wird“, und endlich, dass „das Leben dieser Knollen insofern ein parasitisches zu nennen ist, als sie eigener Blatt- und Wurzelorgane entbehrend die zu ihrem Wachsthum nöthigen Stoffe bereits vorgebildet in dem Rindenparenchyme des Stammes, vorzüglich in dem der Bastschicht angrenzenden Theile des ersteren finden und von da beziehen“. Diese Körper kann Gernet nicht mehr als Proventiv- oder als Adventivknospenbildungen ansehen. Anscheinend ähnliche Knollengebilde will er ausser an anderen Bäumen auch an der Rothbuche bemerkt haben.

Sorauer,[13]) welcher die meisten der im Vorstehenden angegebenen Notizen und Abhandlungen, besonders auch die Untersuchungen Gernet's anführt, pflichtet dem Letzteren darin vollkommen bei, dass

---

[1]) das. S. 10. [2]) das. S. 9. [3]) das. S. 9. [4]) das. S. 11. [5]) das. S. 8—9.

[6]) Das. S. 14 mit Anm. [7]) Das. S. 12. [8]) Das. S. 9. [9]) Das. S. 12. [10]) Das. S. 16. [11]) Das. S. 13 und S. 17.

[12]) Das. S. 17 und 18.

[13]) Sorauer: „Handbuch der Pflanzenkrankheiten.“ Berlin 1886. Erster Theil. S. 727 bis 731.

sich jedenfalls nicht alle Rindenknollen („Knollenmasern") auf Knospenbildung zurückführen lassen, dass vielmehr häufig die Knollen eigenartige Gebilde darstellen. Er untersuchte Knollen von einem jungen Apfelbaum in der Grösse eines Hirsekorns bis zu der einer Erbse. Die Knollen zeigten auf dem Querschnitt einen oder auch mehrere Kerne, welche meistens in Hartbastbündeln, bisweilen in einer Gruppe dickwandigen stärkereichen oder auch stärkelosen braunen Parenchyms und in seltenen Fällen auch in einer centralen kleinen, mit braunen Zellresten angefüllten Höhlung bestanden. Auf den Kern folgten zunächst parenchymatische schwach verholzte Zellen in strahliger Anordnung, welche nach Sorauer's Ansicht „unzweifelhaft nach Art der Korkzellen entstanden sind". Diese Zellen gingen dann allmählich in enges, derbwandigeres, länger gestrecktes Holzparenchym mit eingestreuten Gefässen über. In dieser Zone erschienen dann bereits 1- bis 3-zellige Markstrahlen, welche das Gewebe in zahlreiche Bündel theilten.

Hier macht nun Sorauer die für die Kenntniss des Faserverlaufs wichtige, durch eine Zeichnung erläuterte Bemerkung, dass zwei neben einander liegende, nur durch einen Markstrahl geschiedene Bündel einen verschiedenen Verlauf ihrer Elemente zeigen, so dass durch denselben Schnitt die Zellen und Gefässe des einen Bündels quer, die des anderen längs durchschnitten werden. Diese Aenderung des Faserverlaufs ist aber nach Sorauer's Zeichnung nicht nur zwischen zwei in peripherischer Richtung benachbarten Partieen, sondern auch zwischen solchen, die in radialer Richtung neben einander liegen, zu beobachten; sie könnte also z. B. zwischen zwei aneinander grenzenden Jahrringen stattfinden. Der Faserverlauf wäre demnach ein durchaus unregelmässiger. Die Verschiedenheit desselben in zwei in peripherischer Richtung neben einander liegenden Bündeln lässt sich nach Sorauer's Ansicht nur dadurch erklären, „dass die einzelnen Cambiumpartieen des um den Kern sich schalig herumwölbenden Holzkörpers gleichzeitig verschiedenem Drucke resp. Zuge ausgesetzt sind." Er fährt dann fort: „Da der junge Knollenkörper keine genaue Kugelgestalt besitzt, sondern nur annähernd kugelig ist, so strecken sich die Partieen, welche die vorhandenen Kanten zu überwölben haben, in derselben Zeit stärker." Die Knollen, deren Kern aus Parenchympartieen besteht, fand Sorauer meist etwas regelmässiger gebaut,[1]) „indem der Verlauf der Gewebelemente für mehrere Jahrringe ein paralleler bleibt", so dass bei einem „centralen Längsschnitt" die gebogenen Gefässe in ihrer ganzen Länge getroffen werden und „als helle concentrische Ringpartieen die dunklen parallel laufenden Holzzellzonen unterbrechen".

Ueber die Elemente und die Jahrringbildung der Knollen sagt Sorauer:[2]) „Je weiter man in dem Knollenkörper nach aussen geht, um so enger und gestreckter und um so derbwandiger werden die Elemente, bis sie die Länge und Gestalt und theilweis auch die Lagerung des normalen Holzkörpers annehmen. So wie bei diesem erkennt man auch innerhalb der Knolle eine Differenzirung der Jahresringe in Frühlingsholz und Herbstholz, so dass man sieht, die Knolle ist ein mit charakteristischen Eigenschaften der Species versehener, in der Rinde isolirter Holzkörper, dessen Elemente sich um eine oder mehrere gestreckte oder kurze Kernpartieen nach allen Richtungen herumwölben."

Sorauer glaubt[3]), dass die Knollenbildung vorzugsweise von der Umgebung der Hartbastbündel ausgeht, und wird in dieser Ansicht dadurch bestärkt, dass in der Nähe von Knollen häufig junge Bastbündel

---

[1]) Das. S. 729.
[2]) Das. S. 728.
[3]) Das. S. 729 oben

„mit eigenthümlichen strahlig angeordneten Zellen umgeben“ sind. Er bezeichnet diese Erscheinung als „Bastumwallung“, unterscheidet sie aber von Bastumwallungen aus echtem Korkgewebe, welche z. B. nach manchen Verletzungen „ein erkranktes Bastbündel von dem gesunden Gewebe abzugrenzen“ haben.

Einen Schlüssel zum Verständniss der Knollenbildung findet Sorauer in einer Beobachtung, die er in der Rinde eines einjährigen sehr kräftigen Birnenzweiges machte [1]. Dort sah er Holzstränge, welche die Hartbastbündel umgaben und deren Faserverlauf dem der Bastfasern parallel war. Sie entstanden an der Basis einer Anschwellung durch (wie Sorauer annimmt) „aussergewöhnlich reiche Ernährung der Bastscheiden“. Diese Stränge traten dann weiter oben in den Achsencylinder des Zweiges ein und vereinigten ihren Holzkörper mit dem der Hauptachse.

Sorauer [2] zieht nun folgenden Schluss: Ausser der Entwickelung der Knollen aus einer ruhenden Knospe entstehen dieselben „in vielen Fällen auch als schalenförmige Holzumlagerungen um ein Hartbastbündel oder eine andere Rindengewebegruppe, vermuthlich bei Druckerhöhung auf eine beschränkte üppige Rindenpartie“. Die Entwickelung von Adventivaugen aus einem Ueberwallungsrande der Knolle, wie auch aus der normalen Knollenrinde, wie dies nach Manetti bei den Oelbäumen der Fall sein müsste, hält Sorauer nicht für ausgeschlossen.

Endlich kann noch eine Beschreibung grosser Cedernknollen von Kotschy [3] erwähnt werden, die insofern von allen anderen Beobachtungen abweicht, als hier die Trennung der Knollen vom Holzkörper des Stammes keine vollständige ist, indem die ebenfalls in der Rinde sitzenden Knollen mit dem Mutterstamm durch wenige Gefässbündel verbunden sein sollen.

Die angeführte Litteratur lässt leicht drei verschiedene Grundanschauungen über das Entstehen der Rindenknollen erkennen. Nach der ersten Auffassung entstehen die Rindenknollen aus Adventivknospen oder vielmehr Adventivknospenanlagen, welche nicht zu normaler Entwickelung gelangen (Dutrochet, Lindley), nach der zweiten entstehen sie aus fertigen Knospen, in der Regel Proventivknospen, welche sich vom Holzkörper des Stammes trennen (Trécul, Hartig), nach der dritten Auffassung endlich ist die Entstehung der Rindenknollen wenigstens in gewissen Fällen eine selbstständige und eigenartige (Ratzeburg, Gernet, Sorauer).

So sehr auch die Angaben der obigen Forscher aus einander gehen, so behandeln sie doch alle den Gegenstand hauptsächlich vom Standpunkt der Entwickelungsgeschichte und der Physiologie aus, und unstreitig liegen auf diesen Gebieten auch die Fragen, welche sich bei der Betrachtung der Rindenknollen zunächst geltend machen. Aber auch der histologische Bau der Knollen, der Faserverlauf in denselben beansprucht namentlich infolge der Resultate der Untersuchungen Vöchting's [4] über die Polarität der Zellen eine erneute und eingehendere Behandlung, als ihm bisher zu Theil geworden. Diesem Mangel abzuhelfen, ist eine Hauptaufgabe der vorliegenden Arbeit.

---

[1] Das. S. 729 unten und 730.

[2] Das. S. 731.

[3] Kotschy: „Reise in den cilicischen Taurus“. Gotha 1858. S. 267.

[4] Hermann Vöchting: „Ueber Transplantation am Pflanzenkörper“. Nachrichten von der Königl. Gesellschaft der Wissenschaften und der Georg-Augusts-Universität zu Göttingen 1889. No. 14.

## Vorkommen, Gestalt, Grösse und Alter der Buchenknollen.

Wenn auch die Rindenknollen als abnorme Bildungen erscheinen, so sind sie doch besonders bei den Laubhölzern ziemlich verbreitet, und unter unseren einheimischen Holzarten ist hauptsächlich die Rotbuche durch die Produktion von Rindenknollen ausgezeichnet. Die Ursache dieses Hervortretens der Buche ist aber nicht nur in ihrer im Vergleich mit den anderen Holzarten offenbar ziemlich grossen Neigung zur Knollenbildung, sondern besonders auch darin zu suchen, dass die Knollen bei der infolge mangelnder Borkebildung auch im höheren Alter noch glatten Rinde der Buche hier mehr als an borkebildenden Holzarten in die Augen fallen. Da sie sich, wie später noch ausgeführt werden wird, analog dem Dickenwachsthum des Buchenstammes vergrössern, so werden sie natürlich zumeist an älteren Stämmen gesehen. Die jüngeren Stadien dagegen lassen sich gewöhnlich nicht so leicht auffinden, und häufig wird man beim Suchen durch andere Erscheinungen getäuscht, so besonders durch kleine Erhöhungen an jungen Seitenzweigen, die sich unter dem Mikroskop als Bildungen erweisen, welche Sorauer [1]) als „Frostbeulen" beschreibt.

Sämmtliche Knollen, welche für diese Abhandlung gesammelt und untersucht wurden, fanden sich merkwürdiger Weise stets an Theilen der Hauptachse, nicht an Aesten oder Seitenzweigen, so dass es schien, als sei nur die Hauptachse oder vielmehr deren Rinde zur Bildung von Rindenknollen befähigt; doch muss diese Frage noch offen gelassen werden. Das aber kann als sicher hingestellt werden, dass die Neigung zur Knollenbildung eine nach den Baumindividuen verschiedene ist; gewöhnlich finden sich an einem Stamm mehrere, zuweilen auch viele Knollen. Tafel I stellt in den Figuren 2, 3 und 4 Theile eines 10- bis 15-jährigen Stämmchens in $^5/_7$ der natürlichen Grösse dar und zwar in Figur 2 den obersten Theil des Gipfeltriebs, welcher zwei deutlich erkennbare Knöllchen (a und b) trägt, in Figur 3 und 4 5- bis 6-jährige Theile der Hauptachse mit je einer kleinen Knolle; Figur 1 zeigt ein 8-jähriges Stammstück einer anderen, aber ungefähr ebenso alten Buche, welches eine grössere Anzahl (im Ganzen 14) theilweise dicht gedrängter Knollen trägt.

Häufig, jedoch keineswegs immer, zeigt sich oberhalb der Knollen bildenden Stelle irgend eine Besonderheit wie Zwieselbildung, der Abgang eines stärkeren Astes (Figur 1) und dergleichen; so trägt z. B. der in Figur 2 dargestellte Gipfeltrieb zwei Endknospen und unmittelbar unter der einen noch eine dritte Knospe, so dass diese mit der Endknospe auf den ersten Blick verschmolzen zu sein scheint. Endlich fanden sich die Knollen häufiger auf besseren Standorten, in frohwüchsigen Beständen und an kräftigen Individuen als unter entgegengesetzten Verhältnissen.

Die Gestalt der Rindenknollen ist entweder eine kugelige oder eine zur Richtung der Stammachse quergestreckte ellipsoidische. Als Umdrehungskörper aufgefasst ist hier das Ellipsoid durch Umdrehung einer Ellipse um ihre grosse Achse entstanden, d. h. die Ellipsoidachse wird von der grossen Ellipsenachse gebildet. Während des Zusammenhangs der Knolle mit dem Mutterstamm verläuft diese Achse senkrecht zur Längsrichtung des betreffenden Stammtheils und parallel einer Tangente an den Querschnitt desselben. Um nun für die verschiedenen Richtungen im Knollenkörper ein- für allemal feste Bezeichnungen zu haben, werden drei Achsen angenommen. Die eben erwähnte Ellipsoidachse würde bei der ellipsoidischen Form der Knollen die Hauptachse darstellen; um jedoch die Bezeichnungeu auch bei

---

[1]) a. a. O. S. 386 ff. insbes. S. 388—389.

den Knollen von kugeliger Gestalt zur Anwendung bringen zu können, sei diese Achse, da sie parallel einer Tangente an den Stammquerschnitt verläuft, als „Tangentialachse“, die parallel der Längsrichtung des betreffenden Stammtheils durch die Knolle gehende Achse als „Longitudinalachse“ und die senkrecht auf diesen beiden stehende und radial zum Stamm verlaufende Achse als „Radialachse“ bezeichnet. Dementsprechend heissen dann auch die Schnitte, welche in der von der Tangential- und der Longitudinal-Achse gebildeten Ebene durch den Knollenkörper gelegt werden, „tangentiale Längsschnitte“, diejenigen, welche in der Ebene der Longitudinal- und Radial-Achse geführt sind, „radiale Längsschnitte“ und endlich diejenigen, welche in die Ebene der Tangential- und Radial-Achse fallen, „Querschnitte“.

Die ellipsoidische Gestalt wird bei den Knollen häufiger angetroffen als die kugelige, und gerade die schönsten mittelgrossen und grösseren Knollen zeigen in der Regel die ellipsoidische Form. In beiden Fällen aber ist die Gestalt der Knollen keine ganz regelmässige. Gegen das Innere des Mutterstamms zu sind sie häufig abgeplattet oder mit einer mehr oder weniger stark vorspringenden abgerundeten, in der Richtung der Tangentialachse verlaufenden Kante [1]) versehen, nach aussen aber zeigen sie meist eine volle aus dem Stamm stark hervortretende Wölbung. Die Figuren 3 und 4 auf Tafel II zeigen radiale Längsschnitte durch den Holzkörper zweier Knollen, wobei je die rechte Seite den aus dem Mutterstamm hervortretenden, die linke den demselben zugekehrten Theil der Knolle darstellt.

Schon äusserlich lassen sich zweierlei Arten von Knollen unterscheiden, nämlich solche, welchen Knospen oder gar kleine Sprosse aufsitzen oder welche wenigstens noch Spuren von früher vorhanden gewesenen Knospen oder Sprossen tragen, und solche, an denen keinerlei derartige Spuren wahrzunehmen sind, über welche sich vielmehr die Rinde des Mutterstammes glatt hinzieht. Hier soll nur die dadurch bedingte Verschiedenheit im äusseren Habitus der Knollen hervorgehoben werden, welche auch durch die Figuren 5 bis 12 und 13 bis 22 der Tafel I deutlich gekennzeichnet wird. Bei Besprechung der Entstehung der Rindenknollen wird dieser Unterschied eingehender behandelt werden. Knollen ohne Knospen oder Knospenspuren sind auch die in den Figuren 1 bis 4 dargestellten.

Gewöhnlich sieht man Knollen von der Grösse einer Erbse bis zu der einer Haselnuss, und bei den meisten scheint auch mit Erreichung dieser Grössenstadien das Wachsthum abgeschlossen zu sein; in seltenen Fällen finden sich jedoch auch Knollen bis zur Grösse einer Wallnuss. Von den beiden kleinen Knollen a und b an dem einjährigen Gipfeltrieb (Taf. I, Fig. 2) zeigte die obere a einen Holzkörper, welcher auf dem Querschnitt (Taf. II, Fig. 1, etwa 30fach vergrössert) in der Richtung der Tangentialachse 0,92 mm und in der Richtung der Radialachse 0,7 mm mass; der Holzkörper der unteren Knolle b, welche in radiale Längsschnitte (Taf. II, Fig. 2) zerlegt wurde, war 0,61 mm breit (in der Richtung der Radialachse) und 1,37 mm hoch (in der Richtung der Longitudinalachse gemessen). Ausser diesen beiden Knollen befanden sich am Trieb noch zwei weitere, ganz kleine Knöllchen, von welchen das eine äusserlich gar nicht und das andere kaum sichtbar war. Das letztere befand sich zwischen den beiden grösseren Knollen a und b, das äusserlich unsichtbare und kleinste Knöllchen aber sass fast unmittelbar unter der Knolle b. Dieses Knöllchen, welches von den durch die Knolle b gelegten radialen Längsschnitten mit getroffen wurde, hatte einen Holzkörper von 0,27 mm Breite und 0,49 mm Höhe

[1]) Diese Erscheinung scheint Gernet im Auge zu haben, wenn er von seinen Knollen sagt: „ihre untere, dem Splint zugewandte Seite“ sei „conisch zugespitzt“. S. 9.

(Taf. II, Fig. 2). Zum Vergleich mit diesen Zahlen möge hier der mittlere Durchmesser des Holzkörpers des Gipfeltriebs an der Stelle, wo diese Knollen sassen, angeführt werden, derselbe betrug 2,65 mm. — Die auf Tafel I als Figur 6 dargestellte durchaus gesunde mittelgrosse Knolle zeigte folgende Dimensionen ihres Holzkörpers: die Länge auf einem Querschnitt durch die Mitte der Knolle (in der Richtung der Tangentialachse gemessen) betrug 13,6 mm, die Breite auf demselben Querschnitt (in der Richtung der Radialachse gemessen) 9,2 mm. Es war nun von Interesse, zu erfahren, wie viele Jahre die Knolle zur Produktion dieses Holzkörpers gebraucht hatte.

Die Knollen bilden, solange sie leben, Jahrringe wie der Stamm, und ihr Alter lässt sich daher auch durch das Zählen der Jahrringe bestimmen. Die Jahrringe der Knollen sind jedoch in der Regel nicht so deutlich wie beim Stamm und meist auch bedeutend schmäler. Die in Taf. I, Fig. 6 abgebildete Knolle sass an einem etwa 60- bis 70-jährigen Buchenstamm; auf dem Querschnitt durch diese Knolle liessen sich 49 Jahrringe sicher feststellen. Man erhält also, wenn man die oben für den Querschnitt durch diese Knolle angegebenen Dimensionen in Rechnung stellt, für den einzelnen Jahrring eine sehr geringe Breite. Diese ist bei der ellipsoidischen Gestalt der Knolle selbstredend ebenfalls verschieden je nach der Richtung, in welcher gemessen wird; sie ist grösser in der Richtung der Tangentialachse, kleiner in der der Radialachse. In der ersteren Richtung ergibt sich im vorliegenden Falle eine durchschnittliche Jahrringbreite von 0,139 mm, in der letzteren eine solche von 0,094 mm. In Anbetracht dieser Zahlen erscheinen Rindenknollen von Faustgrösse, wie sie Th. Hartig [1]) an Hainbuchen gefunden hat, in unseren Buchenbeständen mit gewöhnlich nur etwa 100jähriger Umtriebszeit nicht wohl denkbar. Thatsächlich liessen sich hier auch keine Rindenknollen finden, welche nur annähernd diese Grösse gezeigt hätten. Auch bei anderen älteren Knollen zeigten sich bezüglich der Jahrringbreite ähnliche Verhältnisse, nur die inneren 6—10 ersten Jahrringe waren oft etwas breiter; für unsere einjährige Knolle a an dem Gipfeltrieb (Taf. I, Fig. 2) ergibt sich denn auch in der Richtung der Tangentialachse eine Jahrringbreite von 0,46 mm und in der Richtung der Radialachse durchschnittlich eine solche von 0,35 mm (vgl. Taf. II, Figur 1).

Wie alt die Knollen überhaupt werden können, darüber lässt sich nach dem beobachteten Material nichts Bestimmtes sagen; einige Knollen hatten jedenfalls mehr als 50 Jahrringe. Aber der Umstand, dass die Jahrringe schon bei 15- bis 20jährigen Knollen gegen die Peripherie derselben immer enger werden, lässt darauf schliessen, dass sie gewöhnlich früher als der Stamm ihr Wachsthum einstellen. Viele Knollen, welche noch am Stamm sassen, waren offenbar auch schon abgestorben.

Die Beobachtung Gernet's, dass die Jahrringe auf der inneren dem Stamm zugewandten Seite der Knolle fast immer breiter waren als auf der äusseren, traf auch bei sehr vielen Buchenknollen zu. Dies lässt sich schon auf den Figuren 3 und 4 der Tafel II durch einige daselbst eingezeichnete Jahrringsgrenzen erkennen; besonders auffallend aber war der Unterschied bei einer 13jährigen Knolle, hier verhielt sich die Breite der 13 äusseren Jahrringe zu der Breite der 13 inneren ungefähr wie 4 zu 7; die durchschnittliche Breite eines äusseren Jahrrings betrug 0,13 mm, die eines inneren 0,22 mm. Auch die einjährigen Knollen a und b (Taf. I, Fig. 2 und Taf. II, Fig. 1 u. 2) zeigten schon diese Erscheinung; während z. B. die durchschnittliche Jahrringbreite der ersteren in der Richtung der Radialachse gemessen, wie oben bemerkt, 0,35 mm ergab, lag der organische Mittelpunkt der Knolle soweit vom mathematischen

[1]) Th. Hartig: „Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen.“ S. 232 oben.

Centrum nach aussen, dass von dort aus gemessen die äussere Jahrringbreite 0,32 mm und die innere 0,38 mm betrug. Bei anderen Knollen, besonders auch bei vielen ganz jungen, fallen aber beide Mittelpunkte, der organische und der mathematische, fast genau zusammen. Dass dagegen die äusseren Jahrringe bedeutend breiter gewesen wären als die inneren, wurde bei Knollen, deren organischer Mittelpunkt von allen Seiten vom Holzkörper umgeben war, nicht beobachtet. Wo aber der Holzkörper sich von seinem Entstehungscentrum aus nur einseitig fortbildete, geschah dies in der Regel nach aussen und unten, so z. B. bei dem unten zu erwähnenden Anschluss des Holzkörpers an Korkbildungen.

---

## Bestandtheile der Buchenknollen und ihre Lage im Stammkörper.

Schon zu Anfang der Einleitung wurden als wesentliche Bestandtheile der Rindenknollen ein eigener Holzkörper, ein eigenes Cambium und eine eigene Rinde angeführt. Daran schliesst sich nun die Frage: Ist nicht auch ein Mark vorhanden? Dies führt zur Untersuchung des organischen Mittelpunkts, des Kerns der Knollen. Dabei muss vor allem unterschieden werden zwischen Knospen oder Sprosse tragenden Knollen und knospenlosen Knollen.

Bei den Knollen mit Knospen oder Sprossen liess sich der Holzkörper des Knospen- beziehungsweise Sprossstammes in der Regel bis ungefähr in die Mitte der Knolle verfolgen, wobei er gegenüber dem helleren Holzkörper der Knolle gebräunt erschien. Fig. 5 der Taf. II zeigt in Umrissen einen Längsschnitt durch den Holzkörper einer 4jährigen Knolle mit eingewachsenem Knospenstamm. Unterhalb der Stelle, wo ein solcher Knospenstamm in der Knolle endigte, war regelmässig ein mehr oder weniger starkes, häufig auch massenhaftes Auftreten von kurzzelligem Parmchym zu beobachten. Dasselbe konnte jedoch nicht als ein eigentliches Mark der Knolle aufgefasst werden, da es stets, wenn auch manchmal nur spärlich, von Fasern durchzogen war; einzelne der letzteren schienen auch blind in der Parenchymmasse zu endigen. Diese dürfte daher eher als eine Häufung von Markstrahlenparenchym anzusehen sein.

Bei den knospenlosen Knollen herrscht bezüglich des Kerns eine ziemliche Mannigfaltigkeit. Es wurden drei Hauptfälle unterschieden: der Knollenkern bestand entweder 1. aus Elementen des Holztheils oder 2. aus Elementen des Basttheils oder endlich 3. aus Korkgewebe.

1. Die Knollen, welche einen centralen Holzkörper hatten, bildeten unter den untersuchten knospenlosen Exemplaren die Mehrzahl, und bei ihnen liessen sich auch die Verhältnisse am vollkommensten klarlegen. In der Mitte der Knolle b des einjährigen Gipfeltriebs (Taf. I, Fig. 2; Taf. II, Fig. 2 innerhalb der punktirten Linie) fanden sich Spiralgefässe, dann folgten Holzparenchym, Gefässe des secundären Buchenholzes, Tracheiden und Libriform. Auch die in Querschnitte zerlegte Knolle a desselben Triebes schien in ihrem Centrum Spiralgefässe zu haben. Bei anderen kleinen Knöllchen mit centralem Holzkörper, welche an älteren 6—15jährigen) Stammtheilen sassen, aber offenbar im Alter von ihnen verschieden waren, liessen sich keine Spiralgefässe entdecken, und ihre Mitte schienen Tracheiden oder Libriformfasern zu bilden, an welche sich aber stets sehr bald Gefässe anschlossen. Man kann also bei den Knollen mit Holzkern wiederum unterscheiden zwischen solchen, welche primäres, und solchen, welche secudäres Holz in ihrem organischen Mittelpnnkt haben. Das erstere scheint nur bei den Knollen zuzutreffen, welche mit dem sie tragenden Stammteil gleichalterig sind. Auf den Holzkern folgten dann sofort die weiteren Holzschichten, ihn nach allen Richtungen, auch nach unten und oben umschliessend.

2. Dass Bastelemente den organischen Mittelpunkt der Knolle einnahmen, wurde nur in einem einzigen Fall beobachtet. In der Mitte einer durch radiale Längsschnitte zerlegten kleinen Knolle zeigte sich nämlich ein durch diese hindurchgehendes Hartbastbündel, welches sich ausserhalb der Knolle nach unten und oben fortsetzte, so dass es vom Knollenholzkörper zwar an der betreffenden Stelle seitlich ringsum, nicht aber unten und oben eingeschlossen war. Dadurch unterscheidet sich dieser Fall wesentlich von den Knollen mit centralem Holzkörper.

3. Bei mehreren knospenlosen Knollen bildete Korkgewebe den organischen Mittelpunkt. Die Korkbildungen traten in der Regel an der Grenze zwischen Rindenparenchym und Bastkörper auf und schienen irgend eine verletzte oder abgestorbene Gewebegruppe abzugrenzen oder einzuschliessen. Der Anschluss des Holzkörpers der Knolle an den Kork wurde durch kurzzelliges, zuweilen strahlenförmig angeordnetes Parenchym vermittelt, war aber meist nur ein einseitiger, und nie wurde eine vollständige Umschliessung des Korks durch den Holzkörper beobachtet.

Aus dem Vorstehenden erhellt, dass bei keiner der verschiedenen Knollenarten, weder bei den Knospen oder Sprosse tragenden noch bei den knospenlosen, im eigentlichen Knollenkörper ein echtes von einer Markkrone umgrenztes Mark zu finden war; nur die eingewachsenen Knospen- oder Sprossstammtheile hatten selbstverständlich ein Mark.

Der an den Knollenkern sich anschliessende Holzkörper hatte bei allen Knollen eine übereinstimmende Zusammensetzung. Wenn man hierbei von gewissen Gestaltveränderungen der einzelnen Elementarorgane und einigen Abweichungen in den gegenseitigen Mengenverhältnissen derselben, worüber in den beiden letzten Theilen der Abhandlung ausführlich berichtet werden wird, zunächst absieht, so kann man vom Holzkörger der Buchenknollen sagen, dass er im allgemeinen aus denselben Elementarorganen besteht wie der Holzkörper des Buchenstammes. Markstrahlen erscheinen bei den knospenlosen Knollen, deren Kern von Holzelementen gebildet wird, schon in ganz geringer Entfernung vom Entstehungsmittelpunkt der Knollen, sie lassen sich (auch bei den Knollen des einjährigen Triebs) nur bis in den Bastkörper der Knollen verfolgen, münden aber nicht in's Rindenparenchym aus; sie charakterisiren sich somit durchaus als secundäre Markstrahlen. Bei den Knollen, deren Holzkörper sich an grössere Mengen kurzzelligen Parenchyms anschliesst, also bei den Knospen oder Sprosse tragenden und den mit Korkbildungen zusammenhängenden Knollen nahm ein Theil der Markstrahlen schon in diesen Parenchymmassen seinen Ursprung; andere bildeten sich erst in späteren Schichten des Holzkörpers.

Das Knollencambium umgab den Holzkörper, soweit nicht durch einen einwachsenden Knospen- oder Sprossstamm oder durch einseitig ansitzendes Korkgewebe oder endlich durch das durchgehende Hartbastbüudel eine Unterbrechung stattfand, nach allen Seiten, was wiederum an den kleinen Knollen des Gipfeltriebs besonders deutlich beobachtet wurde.

Als Rinde, welche der Knolle zu eigen zukommt, lässt sich eigentlich mit Bestimmtheit nur ein Bastkörper bezeichnen, der zunächst das Cambium und weiterhin den Holzkörper der Knolle einschliesst. Die elementare Zusammensetzung dieses Bastkörpers ist im Allgemeinen ebenfalls dieselbe, welche der Bastkörper des Mutterstamms zeigt; hier ist aber wieder hervorzuheben, dass er bei den meisten Knollen nur aus Elementen des secundären Bastes zu bestehen scheint; wahrscheinlich besitzen nur diejenigen Knollen, welche in demselben Jahre mit dem sie tragenden Zweig entstehen, wie im Holzkörper Spiralgefässe, so hier an der Peripherie ihres Bastkörpers kleine Hartbastbündel, welche bei der Buche im

secundären Baste fehlen. Die Knolle a des einjährigen Gipfeltriebs hatte z. B. auf beiden Seiten je ein kleines Bündel von Hartbastfasern (Tafel II, Figur 1). Im secundären Bast der Knollen fanden sich auch Siebröhren und, allerdings spärlicher als im Bast des Stammes, vereinzelte Steinzellgruppen.

An den Bastkörper der Knolle schliesst sich dann allerdings Rindenparenchym an, aber es fehlt eine sichtbare Grenze, durch welche dasselbe in einen dem Stamm und einen der Knolle zugehörigen Theil getrennt würde; ein der Knolle besonders zukommendes Periderm wurde nicht beobachtet. Häufig grenzt aber auch der Bast der Knolle auf der Seite gegen den Stamm zu unmittelbar an den Weichbast desselben an, und die beiderseitigen Bastkörper sind nur noch durch verschiedenen Faserverlauf und meist auch durch verschiedene Grösse ihrer Elementarorgane von einander zu unterscheiden. Dieses Aneinandergrenzen der beiden Bastkörper war bei der Knolle, welche ein Hartbastbündel einschloss, als natürlich zu erwarten; es fand sich aber auch fast regelmässig bei den Knollen, welche Knospen oder Sprosse trugen. Die knospenlosen Knollen dagegen waren in den ganz jungen Stadien meistens deutlich durch zwischengelagertes Rindenparenchym vom Bastkörper des Stammes getrennt. Figur 2 der Tafel II stellt die Umrisse eines radialen Längsschnittes durch die Mitte der Knolle b und durch die kleinste Knolle des einjährigen Gipfeltriebs dar; zwischen dem Bastkörper der Knollen und dem Hartbast des Triebs weist diese Figur eine Rindenparenchymschicht auf, welche auch auf allen übrigen Längsschnitten durch die beiden Knollen vorhanden war. Daraus folgt, dass diese Knollen vollständig in das Rindenparenchym des Triebs eingebettet sind. — Nur wenig anders war der Befund bei der in Querschnitte zerlegten Knolle a desselben Triebs, deren Lage die Figur 1 der Tafel II veranschaulicht. Auch diese Knolle ist fast vollständig von Rindenparenchym umgeben, nur an zwei Stellen grenzt ihr Bastkörper an stark entwickelte Hartbastbündel des Triebs; zwischen diesen Letzteren, hinter dem mittleren Theil der Knolle erscheint der sklerotische Bastring des Triebs gelockert. — Auch der Haupttheil derjenigen Knollen, welche sich an Korkbildungen anschliessen, befindet sich im Parenchym der Rinde des Mutterstammes.

Zusammenfassend kann also über die Lage der Rindenknollen im Buchenstammkörper gesagt werden, dass sie entweder ganz oder doch mit ihrem Haupttheil ausserhalb der primären Hartbastbündel des Stammes in das Rindenparenchym eingebettet sind, dass aber viele durch eine Lücke des sklerotischen Bastrings in den Weichbast hereinragen und dass das Letztere bei den mit Knospen und Sprossen besetzten Knollen die Regel bildet.

Schliesslich mag hier noch erwähnt werden, dass in einzelnen Fällen sich ein Einfluss der Knollenbildung auf den Faserverlauf der Elemente des Bast-, ja selbst des Holzkörpers des Stammes erkennen lässt. Als Beispiel hiefür kann die Knolle mit durchgehendem Hartbastbündel angeführt werden. Hier zeigte sich auf den radialen Längsschnitten eine deutliche Einbuchtung des der Knolle gegenüber liegenden Bastkörpers, wie auch der äusseren Theile des entsprechenden Holzkörpers des Mutterstammes; die Fasern schienen hier der Knolle ausbiegen zu wollen. In anderen Fällen war dann diese Erscheinung nicht nur in radialer Richtung, sondern auch in tangentialer zu beobachten, indem die Fasern auf Tangentialschnitten durch den äussersten Theil des Stammholzkörpers mehr oder weniger gekrümmt waren.

## Die Entstehung der Rindenknollen bei der Rothbuche und ihre dementsprechende Eintheilung.

Die schon in Theilen der vorigen Abschnitte gemachte Unterscheidung zwischen Knollen, welche Knospen oder kleine Sprosse tragen und knospenlosen Knollen, über welche sich die Rinde des Mutterstammes glatt hinzieht, ist für die nachstehenden Erörterungen über die Entstehung und Entwicklung der Buchenknollen von grundlegender Bedeutung.

Da Trécul und Hartig die Knollenbildung auf Knospen, welche vom Holzkörper des Stammes in der in der Einleitung beschriebenen Weise getrennt wurden, zurückführen, so lag es nahe, für die mit Sprossen und Knospen besetzten Knollen eine der von diesen beiden Schriftstellern angegebenen Entstehungsweisen anzunehmen. Auch bei grösseren knospenlosen glattüberrindeten Knollen war es denkbar, dass früher aufsitzende Knospen abgestossen und ihre Spuren durch das fernere Wachsthum der Knollen verwischt worden waren. Anders gestaltete sich aber die Sachlage, als junge knospenlose Knollen an jüngeren (5- bis 7-jährigen) Stammtheilen gefunden wurden. Dieselben trugen nicht nur keine Knospen, sondern befanden sich auch nicht an solchen Orten des Stammes, wo normaler Weise Knospen zu suchen waren, d. h. ihr Platz stimmte nicht mit der Stellung der Blätter, welche bekanntlich nach $^1/_2$ geordnet sind, überein, sie konnten demnach nicht in Blattachseln entstanden sein. Dies zeigt die Knolle der Figur 3 auf Tafel I deutlich; auch die daselbst in Figur 4 abgebildete Knolle ist, wenn sie sich auch an der Triebbasis, also in der Region der Kleinknospen befindet, augenscheinlich nicht in der Achsel einer unteren Knospenschuppe, also nicht im Anschluss an eine Kleinknospe entstanden. Ausser diesem äusseren Merkmal führte aber auch die Untersuchung des Stamminnern zu der Ueberzeugung, dass sich diese Knollen nicht im Anschluss an echte Knospen bilden.

Bei den Knollen nämlich, welche eine Knospe oder einen kleinen Spross trugen, konnte man durch radiale Spaltung des die Knolle tragenden Stammtheils und der Knolle zugleich den in den Mutterstamm eingewachsenen Knospenstamm, welcher nach Hartig durch intermediäres Längenwachsthum entstanden war, vom Mark des Mutterstammes aus meist durch mehrere Jahrringe hindurch verfolgen.

Bei einer Knolle mit Kleinknospe, welche an einem 7jährigen Stammtheil sass, fanden sich folgende Verhältnisse. Der eingewachsene Knospenstamm liess sich im Mutterstamm ganz deutlich vom Mark aus bis an die Grenze zwischen dem dritten und vierten Jahrring verfolgen, dort hörte er auf und die vier folgenden Jahrringe zeigten demgemäss keine Durchbrechung mehr. Die Breite dieser 4 Jahrringe betrug etwas mehr als 5 mm, die ganze Breite des Holzkörpers der dem Stamm aussen ansitzenden Knolle dagegen nur 1,7 mm, was für die einfache Breite ihrer sämmtlichen Jahrringe zusammen (wenn man für den ziemlich tief in die Knolle eingewachsenen äusseren Knospenstammtheil weiter keinen Abzug macht) 0,85 mm ergibt. Trotz dieser geringen Dimensionen liessen sich aber in der Knolle verhältnissmässig deutlich vier Jahrringe unterscheiden, deren innerster auch in der Richtung der Rückwärtsverlängerung des in den Knollenkörper eingewachsenen und ungefähr in dessen Mitte aufhörenden Knospenstammtheils eine ununterbrochene Grenze gegenüber dem folgenden zweiten Jahrring zeigte (Tafel II, Figur 5).

Bei der Frage nach der Entstehung dieser Knolle ist zunächst der Unterschied der in der Einleitung wiedergegebenen Anschauungen Hartig's und Trécul's etwas näher zu beleuchten. Nach

jenem tritt der Anfang der Knollenbildung erst ein, wenn in Folge des Aufhörens des intermediären Längenwachsthums des Knospenstammes die Loslösung der Knospe vom Holzkörper des Mutterstammes bereits vollzogen ist, wogegen dieser die Knollenbildung noch während der Verbindung beider beginnen lässt, sie sogar in ursächlichen Zusammenhang mit der nachfolgenden Lostrennung bringt. Die Aufstellung der Knollenbildung als einer bei der Lostrennung der Knospe vom Mutterstamm in dem Sinne mitwirkenden Ursache, dass die sich entwickelnde Knolle einen Druck auf die Rinde ausübt, welche dann ihrerseits bei ihrem Dickenwachsthum die Fibrovasalverbindung entzweireisst, scheint sich jedoch mit der Annahme eines intermediären Längenwachsthums des Knospenstammes nicht vereinigen zu lassen; man könnte höchstens annehmen, dass letzteres regelmässig aufhört, nachdem die Knollenbildung eine Zeit lang begonnen hat; somit wäre die Frage wieder nur die, ob der Anfang der Knollenbildung vor oder nach dem Zeitpunkt der Lostrennung zu setzen ist.

Im vorliegenden Fall hat nun diese Lostrennung, nach dem Aufhören des in den Mutterstamm eingewachsenen Knospenstammtheils zu schliessen, vor 4 Jahren stattgefunden; dabei besitzt die Knolle ebenfalls nur 4 Jahrringe, welche sämmtlich unterhalb des eingewachsenen Knospenstammes vollständig abgeschlossen erscheinen. Da ausserdem an letzterem keine Verdickung wahrgenommen wurde, so dürfte es keinem Zweifel unterliegen, dass diese Knolle nicht in der von Trécul beschriebenen Weise, sondern so wie beide Hartig es angeben, entstanden ist, dass nämlich die Knollenbildung erst nach dem Aufhören des intermediären Längenwachsthums und nach der dadurch verursachten Trennung des in der Rinde sitzenden Theils des Knospenstammes von dem im Holzkörper des Mutterstammes zurückbleibenden begonnen hat. Eine Anschwellung der Knospenbasis vor der Lostrennung der Knospe von dem Holzkörper des Mutterstammes, wie sie Trécul bei der Hainbuche als Anfangsstadium der Knollenbildung gesehen und abgebildet hat, konnte auch sonst nicht beobachtet werden. Dagegen zeigten sich zuweilen an der Basis solcher Kurztriebe, welche nach dem in den Holzkörper des Mutterstammes eingewachsenen Knospenstamm sich erst kürzlich aus Proventivknospen entwickelt hatten, kleine Anschwellungen, die aber nicht wohl als der Anfang von Knollenbildung betrachtet werden konnten.

Dass die einer Knolle aufsitzenden Knospen oder Sprosse nicht weiter entwickelungsfähig sind, scheint daraus hervorzugehen, dass sie, wie schon in anderem Zusammenhang erwähnt wurde, in sämmtlichen untersuchten Fällen in ihrem eingewachsenen Theil dem hellen Holzkörper der lebenden Knolle gegenüber stark gebräunt und somit abgestorben erscheinen.

Ganz anders als bei diesen mit Knospen oder Sprossen besetzten Knollen lagen die Verhältnisse bei den knospenlosen glattüberrindeten Knollen, deren Stellung an dem betreffenden Stammtheil mit der Blattstellung nicht übereinstimmte. Bei der Untersuchung des Holzkörpers des Mutterstamms liess sich hier nie ein eingewachsener Knospenstamm entdecken; der erstere erschien vielmehr in den meisten Fällen durchaus normal. Besonders deutlich zeigte sich dies auch wieder an dem mit kleinen Knollen besetzten einjährigen Gipfeltrieb. — Da nun aber die anderen Knollen zweifellos echten Knospen oder Sprossen ihren Ursprung verdanken, so lag es nahe, auch für die knospenlosen Knollen Sprossnatur anzunehmen und, da nach dem Obigen echte Knospen (Proventivknospen) und Sprosse ausgeschlossen sind, dieselben auf Adventivknospen zurückzuführen. Dieser Annahme steht jedoch die Thatsache entgegen, dass auch bei den kleinsten knospenlosen Knollen nirgends Spuren einer Vegetationsspitze gefunden wurden; ebenso wenig wurde die Entwickelung einer Knopse oder eines Sprosses aus einer derartigen Knolle beobachtet. —

Demnach haben die knospenlosen Knollen jedenfalls in der Regel eine andere Entstehungsweise als die mit Knospen und Sprossen besetzten. Aber auch unter den knospenlosen Knollen selbst wird man, wenn man von dem vereinzelten Fall des durchgehenden Hartbastbündels absieht, bezüglich ihrer Entstehungsweise zwischen Knollen mit centralem Holzkörper und Knollen, welche sich an Korkbildungen anschliessen, unterscheiden müssen.

Die Entwickelung der letzteren Knollen konnte nicht klar gelegt werden. Bei der Untersuchung kleiner an jüngeren Zweigen sitzender Höcker, in welchen Anfänge von Knollenbildungen zu vermuthen waren, fanden sich zwar wohl Korkbildungen und im Anschluss daran ein eigenthümliches strahlig angeordnetes parenchymatisches Gewebe, welches der Korkbildung meist nur einseitig oder auch zu beiden Seiten und in der Richtung gegen die Stammoberfläche ansass, nie aber den Kork ganz einschloss. Dieses Parenchym unterschied sich deutlich vom Rindenparenchym dadurch, dass es kein Chlorophyll führte, etwas dickwandiger war und deutlich einfache kleine Tüpfel zeigte; die einzelnen Zellen reihten sich ganz wie beim Korkgewebe aneinander. Wenn nun auch die Art, wie sich dieses Parenchym an den Kork anlegte, ohne ihn ganz zu umgeben, mit dem Anschluss der Holzknollen an das Korkgewebe übereinstimmt, so liess sich doch kein Stadium auffinden, welches als Mittelglied in der Entwickelung des parenchymatischen Gewebes zur Holzknolle hätte angesehen werden können. Wenn aber je diese an Kork sich anschliessenden Parenchymbildungen die Anfangsstadien derjenigen Rindenknollen bilden sollten, in deren organischem Mittelpunkt sich Korkgewebe fand, so müsste man annehmen, dass durch die Entstehung von Kork die Bildung eines Cambiums im Rindenparenchym angeregt wird, ähnlich wie dies Vöchting[1]) für die Runkelrübe angibt.

Noch weniger als hier lässt sich bei den Knollen mit centralem Holzkörper eine Ursache ihres Entstehens erkennen. Bei diesen Knollen zeigt sich in dem sie umgebenden Gewebe des Mutterstammes (in der Hauptsache und meist nur Rindenparenchym) keinerlei Störung, welche als Anlass für die Knollenbildung gelten könnte. Die an dem im November abgeschnittenen einjährigen Gipfeltrieb sitzenden Rindenknollen lagen sämmtlich vollständig in durchaus gesundem Rindenparenchym, ihr Holz- und Bastkörper war ebenso wie der des Triebs selbst vollkommen ausgebildet. Aehnlich lagen die Verhältnisse bei kleinen Knollen, welche an älteren (5- bis 7-jährigen) Stammtheilen sassen. Hierbei muss aber bemerkt werden, dass die kleinsten unter den letztgenannten Knollen keine Jahrringe erkennen liessen; sie zeigten ferner in der Mitte ihres centralen Holzkörpers keine Spiralgefässe, wie sie die Knollen des einjährigen Triebs besassen, und ebenso wenig fanden sich aussen an ihrem Bastkörper Hartbastbündel, so dass sie nur aus Elementarorganen des secundären Holz- und Bast-Körpers bestanden. Demgemäss schienen diese Knollen nicht zugleich mit dem Stammtheil, dem sie zugehörten, sondern erst später entstanden zu sein. — Holzstränge in der Rinde, wie sie Sorauer bei einem Birnenzweig beobachtete, und welche mit der Knollenbildung verwandt sein sollen, wurden beim Aufsuchen des Materials für diese Abhandlung nicht gefunden.

Soll nun aber auch für die Knollen mit centralem Holzkörper eine Vermuthung über die Ursache ihrer Entstehung ausgesprochen werden, so ist in Anbetracht des Umstandes, dass diese Knollen sich hauptsächlich an kräftigen Individuen und Stammtheilen finden, der Gedanke an Nahrungsüberfluss naheliegend. Diese Auffassung der Knollenbildung als einer hypertrophischen Erscheinung wird vielleicht

---

[1]) a. a. O. S. 402.

dadurch unterstützt, dass sich zusammen mit den Knollen häufig andere Bildungen zeigten, welche wohl ebenfalls bei üppiger Nahrungszufuhr häufiger als sonst vorkommen dürften, wie z. B. Zwieselbildung; eine Anlage zu letzterer zeigte auch der mit Knollen besetzte einjährige Gipfeltrieb, welcher an seiner Spitze zwei Endknospen trug.

Nach dem Vorstehenden muss man also jedenfalls unterscheiden zwischen Knollen, welche im Anschluss an Proventivknospen oder schwache Kurztriebe entstehen, die sich vom Holzkörper des Mutterstammes getrennt haben, und solchen Knollen, welche ganz unabhängig von einer Knospe oder einem Spross und ohne jede Verbindung mit dem Holzkörper des Mutterstammes in der Rinde desselben ihren Ursprung nehmen. Diese letzteren Knollen sind aber unter sich selbst wieder nach ihrer Construktion und demgemäss wohl auch nach ihrer Entstehungsweise verschieden, und es lassen sich besonders zwei Haupttypen unterscheiden, nämlich Knollen mit centralem Holzkörper und Knollen, welche Korkbildungen zum organischen Mittelpunkt haben, der aber nie ganz von ihnen eingeschlossen wird. Ob und inwieweit aber die Entstehungsursachen für diese beiden Arten, wie auch für alle anderen Arten der Bildung von Rindenknollen principiell verschiedene sind, ist zur Zeit nicht zu entscheiden.

---

## Histologischer Bau, insbesondere Faserverlauf der Knollen.

Vöchting hat in seiner Abhandlung über Transplantation am Pflanzenkörper[1]) gezeigt, dass die Zellen nach jeder Richtung polarisirt sind, „dass jede lebendige Zelle von Wurzel und Stengel ein verschiedenes Oben und Unten, ein verschiedenes Vorn und Hinten und damit eine rechte und linke Hälfte besitzt“, und dass gleichnamige Pole sich abstossen, ungleichnamige sich anziehen. Wollte man nun die Rindenknollen als stark angeschwollene Stammgebilde mit kurzer Achse ansehen (eine Auffassung, wie sie z. B. Schacht a. a. O. zu haben scheint), so müsste zunächst auffallen, dass diese Achse an ihren Enden keine Vegetationspunkte besitzt, dass vielmehr der Holzkörper der Rindenknollen, wie sich besonders deutlich bei kleinen knospenlosen beobachten liess, vollständig gleichmässig von Cambium umschlossen ist. Vergleicht man aber trotzdem vom angegebenen Standpunkt aus eine kugelige Rindenknolle mit einem Erdglobus, auf welchem Meridiane eingezeichnet sind, so, dass die Achse der als Stammgebilde aufgefassten Knolle der Globusachse entspricht, so müsste in Uebereinstimmung damit der Faserverlauf der Knolle die Richtung der Meridiane des Globus einhalten, und an den dem Nord- und Süd-Pol des Globus entsprechenden Punkten der Knolle würden die Fasern sich mit ihren gleichnamigen Polen gegen einander neigen und, da hier keine Vegetationspunkte sind, auch zusammentreffen müssen. Da sich nun aber nach Vöchting gleichnamige Pole abstossen, also demgemäss die Zellen ein Zusammentreffen in der eben geschilderten Weise zu vermeiden bestrebt sein werden, so ist ein Faserverlauf nach dem angegebenen Schema nicht denkbar, ohne dass dabei bedeutende Störungen auftreten. Wie in der Einleitung gezeigt wurde, konnten auch die Forscher, welche sich früher mit den

---

[1]) Vgl. S. 7. Note [4]).

Rindenknollen beschäftigt haben, keinerlei Regelmässigkeit im Faserverlauf derselben auffinden. Nachdem nun Vöchting [1]) dadurch, dass er gleichnamige Zellpole bei Transplantationen mit einander in Berührung brachte, an den Verwachsungsstellen künstlich diejenigen Störungen erzeugte, welche beim Aneinanderlegen gleichnamiger Zellpole in lebenden mit einander verwachsenden Geweben entstehen mussten, waren im Faserverlauf der Rindenknollen von vornherein ähnliche Bildungen, wie sie Vöchting daselbst beobachtet hat, zu erwarten. Und wirklich traf dies auch in überraschender Weise zu.

Da nun im Entstehungsmittelpunkt der Knolle der Herd der Störungen zu vermuthen ist, welche den Anstoss zur Knollenbildung gegeben haben, so sind in der unmittelbaren Umgebung desselben am wenigsten irgendwelche Regelmässigkeiten im Faserverlauf zu erwarten; dieselben werden sich aber naturgemäss bei gesunden lebenskräftigen Knollen in den späteren Holzschichten immer mehr ausbilden können. Demgemäss sollen die nachstehenden Ausführungen zunächst nur diesen Schichten des Knollenholzkörpers gelten, wobei der Knollenkern vorerst unberücksichtigt bleibt. Zur Einführung in das Verständnis des Faserverlaufs der Knollen mögen als Beispiele Knollen beschrieben werden, bei welchen die Verhältnisse möglichst einfach lagen. Diese Knollen gehörten zu denjenigen, welche Knospen oder kleine Sprosse tragen.

Es wurde nun zunächst eine solche mehrjährige Knolle, welche eine ausgeprägt ellipsoidische Gestalt hatte, in radiale Längsschnitte (Ebene der Radial- und der Longitudinalachse) zerlegt. Von diesen Schnitten wollen wir nun, da ja vom Knollenkern vorerst abgesehen werden soll, zunächst nur diejenigen in's Auge fassen, welche in einiger, aber geringer Entfernung vom eingewachsenen Knospenstamm zu beiden Seiten desselben geführt waren. Diese Schnitte zeigten in ihrer Mitte eine beträchtliche von Fasern ringförmig umgebene Parenchymmasse. Auf den nächstfolgenden Schnitten, durch welche man sich allmählich von der Mitte der Knolle immer mehr entfernte, verringerte sich diese Parenchymmasse, bis sie nur noch eine verhältnismässig kleine Kreisfläche in der Mitte der Schnitte ausfüllte, welche dann (von kleineren Schwankungen abgesehen) auf späteren Schnitten constant blieb. Um diese im Centrum der Schnitte befindliche Parenchymzellgruppe legten sich Fasern in immer weiteren Bögen mehr oder weniger kreisförmig herum und bildeten damit ein einziges grosses Knäuel, so dass die betreffenden Schnitte schliesslich in ihrer ganzen Ausdehnung ein einziges System concentrischer Kreise zeigten, wie dies auf den Figuren 23 und 24 der Taf. I für zwei verschiedene Knollen dargestellt ist. Zwischen die einzelnen Faserkreise schoben sich dann Markstrahlen ein, deren Gesammtzellmasse im allgemeinen beträchtlich grösser war als im Holzkörper des Stammes; irgend ein bestimmtes Verhältniss lässt sich jedoch in dieser Beziehung nicht angeben, da der Unterschied in der Masse des Markstrahlenparenchyms zwischen den Knollen unter einander ein noch viel bedeutenderer war, als zwischen einzelnen Knollen und dem normalen Holz eines Buchenstammes; dies lehrt eine Vergleichung der beiden oben angeführten Figuren.

Bei einer anderen ebenso einfach gebauten Knolle wurden nun diese Verhältnisse auch im Querschnitt (Ebene der Tangential- und der Radial-Achse) untersucht. Diese Knolle, wie die vorige von ellipsoidischer Gestalt und mit einer aufsitzenden Knospe, besass 13 Jahrringe. Bei einem Querschnitt, welcher etwas oberhalb der Knollenmitte, somit noch über der in der Richtung der Tangentialachse verlaufenden Ellipsoidachse geführt wurde, war im Centrum noch der ebenfalls querdurchschnittene eingewachsene Knospenstamm zu sehen, welcher sich deutlich durch seine braune Färbung von dem eigentlichen

[1]) a. a. O. besonders S. 395 und 396.

Knollenholzkörper unterschied. Dieser letztere zeigte nun schon in den ersten Jahrringen, immer deutlicher aber in den folgenden die Erscheinung, dass sowohl die gegen die Innen- als die gegen die Aussen-Seite des Stammes liegenden Fasern der Knolle quer durchschnitten waren, während dazwischen zwei vom Mittelpunkt der Knolle aus gegen die Endpunkte der Ellipsoidachse gelagerte Faserpartien sich im Längsschnitt zeigten; man hatte also mit anderen Worten auf der Vorder- und Rückseite der Knolle je einen sämmtliche 13 Jahrringe umfassenden Querschnitt und dazwischen eingeschoben auf jeder Seite der Knolle je einen ebenfalls sämmtliche 13 Jahrringe begreifenden Längsschnitt.

Durch Vergleichung der bei den beiden Knollen gemachten Beobachtungen lässt sich der Bau derselben, wenn man dabei wieder den Knollenkern ausser Acht lässt, folgendermassen construiren. Ungefähr gegen die beiden Endpunkte der gedachten Ellipsoidachse verlaufen vom Centrum der Knolle aus zwei wirkliche Achsen, welche, wenn man ihnen eine körperliche Ausdehnung gibt, je aus einem von kurzzelligem Parenchym gebildeten Cylinder bestehen, um welchen sich die Fasern des Knollenholzkörpers in Knäueln aufwickeln. Von radialen Längsschnitten werden also diese „Knäuelachsen" quer durchschnitten, und man erhält dann solche Bilder, wie sie die Figuren 23 und 24 auf Tafel I zeigen. Bei einem Querschnitt oder tangentialen Längsschnitt (Ebene der Tangential- und der Longitudinal-Achse), welcher parallel einer solchen Knäuelachse durch die Knolle (aber nicht gerade durch deren Mitte) geführt ist, wird man die diese Achse in grösseren Bögen umgebenden Fasern quer durchschnitten erhalten, während die die Knäuelachse in engeren Kreisen umschliessenden Fasern, je mehr sich der ausgeführte Schnitt der Knäuelachse nähert, um so mehr im Längsschnitt erscheinen. Man erhält somit das Bild, welches die zweite querdurschnittene Knolle bot.

Die Grundlage für den histologischen Bau des Knollenholzkörpers mit Ausschluss des Knollenkerns bilden solche Knäuelachsen, und in den einfachsten Fällen besitzt die Knolle deren wenigstens zwei, welche am Knollencentrum oder in der Nähe desselben entspringen und sich durch sämmtliche Jahrringe der Knolle hindurch bis an deren Peripherie fortsetzen. Bei den beiden beschriebenen Knollen endigten diese Knäuelachsen ziemlich genau in den Endpunkten der Ellipsoidachse, wodurch der Bau dieser Knollen den Eindruck ziemlich grosser Regelmässigkeit machte. Wenn sich nun auch ausser diesen beiden Knollen noch mehrere fanden, welche ebenso einfache und regelmässige Verhältnisse zeigten, so ist doch der Bau der meisten Knollen durchaus nicht so einfach und erscheint auf den ersten Blick viel unregelmässiger. Doch liessen sich bei genauerer Beobachtung viele der scheinbaren Unregelmässigkeiten in eine Mehrzahl von Knäuelachsen auflösen. Diese Knäuelachsen nahmen oft sämmtlich ihren Ursprung ebenfalls am Centrum der Knolle, von wo aus sie in verschiedenen Richtungen nach der Peripherie verliefen, indem jeder folgende Jahrring an der Stelle, wo sein Vorgänger ein Knäuel hatte, ebenfalls ein solches bildete. Häufig entstanden aber auch erst in grösserer Entfernung vom Knollencentrum in späteren Jahrringen Knäuel und damit neue Knäuelachsen, welche die übrigen Jahrringe bis zur Peripherie durchsetzten. Einen solchen Anfang einer Knäuelachse stellt wahrscheinlich die auf Tafel I, Figur 24 mit a bezeichnete Stelle dar. Andererseits tritt aber auch zuweilen, jedoch, wie es scheint, viel seltener der umgekehrte Fall ein, dass kleinere Knäuel in späteren Jahrringen wieder verschwinden, also ihre Knäuelachse noch vor der Peripherie des Knollenholzkörpers aufhört.

Aus den vorstehenden Ausführungen über die Knäuel und Knäuelachsen der Knollen ergibt sich, dass die Oberfläche des Holzkörpers der Knollen gewöhnlich aus mehreren, mindestens aber aus zwei Knäuelsystemen sich zusammensetzt. Diese Knäuelsysteme lassen sich häufig, besonders bei grösseren Knollen, auf der Oberfläche ihres Holzkörpers schon mit blossem Auge erkennen. Nur selten ist der Endpunkt der Knäuelachse, also der organische Mittelpunkt des Knäuelsystems auch nur annähernd zugleich der mathematische Mittelpunkt des letzteren; die excentrische Lage wird meist veranlasst durch einseitig verstärktes Einschieben von Markstrahlzellen. Zuweilen finden sich mehrere kleine Knäuelsysteme in ein grösseres vereinigt; in einem solchen Fall umgibt dann ein weiterer Kreis von Fasern zwei oder mehrere engere Knäuelkreise. Die Lücken, welche dann zwischen den äusseren Faserringen der inneren kleineren Knäuel und dem innersten Faserring des umschliessenden grossen Knäuelsystems übrigbleiben und häufig dreieckähnliche Gestalt haben, werden durch Marktstrahlparenchym ausgefüllt. Ausserdem kommt es auch vor, dass einzelne kleinere Knäuel in das System grösserer Knäuel eingeschlossen erscheinen. Dieser letztere Fall würde entstehen, wenn sich die Stelle a in der auf Tafel I abgebildeten Figur 24 in späteren Schichten wirklich zu einem Knäuel ausbilden sollte.

Bedenkt man alle die Möglichkeiten, welche durch Combinationen der angeführten Erscheinungen eintreten können, so ist klar, dass der Faserverlauf des Knollenholzkörpers, noch ganz abgesehen vom Kern, in vielen Fällen ein anscheinend äusserst unregelmässiger sein kann. Aus den vorstehenden Ausführungen geht jedoch hervor, dass dieser Faserverlauf einer gewissen Regelmässigkeit nicht entbehrt, indem er im allgemeinen auf Knäuelbildung zurückgeführt werden kann.

Die Frage, wie dieser Faserverlauf und der darauf beruhende histologische Bau des Knollenholzkörpers zu Stande kommt, führte zur Untersuchung des Faserverlaufs im Kern der Knollen. Diese lieferte nun bei den Knollen mit centralem Holzkörper und bei denjenigen, welche sich an Kork anschlossen, keinerlei Anhaltspunkte. — Bei den ersteren verliefen die innersten Fasern meistens in der Richtung der Longitudinalachse; wie sich aber daraus der spätere knäuelförmige Verlauf entwickelte, konnte nicht festgestellt werden. An den ganz jungen Knollen des einjährigen Gipfeltriebs liessen sich noch keine deutlichen Knäuelbildungen erkennen, dagegen vermehrte sich bei der Knolle b (Tafel I, Figur 2 und Tafel II, Figur 2) das Markstrahlparenchym gegen aussen sehr rasch. — Der Holzkörper der Knollen mit Korkbildungen begann, wie schon früher bemerkt, mit kurzzelligem Parenchym; in dem Verlauf der ersten sich an dasselbe anschliessenden Fasern konnte bis jetzt noch keine Gesetzmässigkeit gefunden werden.

Auch die Untersuchung der Mitte der mit Knospen oder Sprossen besetzten Knollen, insbesondere der Stelle, wo der eingewachsene Knospen- oder Spross-Stamm in der Knolle endigte, führte nicht ganz zum Ziel. Doch fand sich hier bei manchen Knollen ein Auftreten von Knäueln, das ganz mit den Beobachtungen Vöchtings im Einklang steht. Bei dieser Art von Knollen ist nämlich der Gedanke an ein Zusammentreffen gleichnamiger Zellpole besonders naheliegend. Denn wenn nach dem Aufhören des intermediären Längenwachsthums des Knospenstammes und der dadurch bedingten Lostrennung der Knopse vom Holzkörper des Mutterstammes sich an dem in der Rinde befindlichen Knospen- (resp. Spross-) Stammtheil eine Knolle bilden soll, so muss das Cambium, aus welchem sie entsteht, auch das untere Ende desselben umschliessen, und die von diesem Cambium gebildeten Fasern müssen an dieser Stelle

voraussichtlich mit ihren gleichnamigen Polen zusammenstossen. — Die Untersuchung der bisher ausser Acht gelassenen Mitte der oben beschriebenen in radiale Längsschnitte zerlegten mehrjährigen Knolle ergab nun das nachstehende Resultat. Auf einem radialen Längsschnitt durch die Mitte dieser Knolle und zugleich durch die Achse der Knospe war der Knospenstamm bis in die Mitte der Knolle eingewachsen; unter diesem Knospenstamm fanden sich zunächst grosse Massen des schon mehrfach erwähnten kurzzelligen Parenchyms. In diese Parenchymmasse herein ragten einzelne gewundene oder geknickte Fasern, welche augenscheinlich an einem Ende nicht mit andern Fasern in Verbindung standen, sondern blind im Parenchym endigten. Daneben fanden sich ebenfalls etwas unterhalb des eingewachsenen Endes des Knospenstamms, aber seitwärts von demselben bei einem sonst ziemlich verworrenen Faserverlauf einzelne kleine Knäuel, welche dadurch zu Stande kamen, dass sich Fasern und Gefässe kreisförmig um kleine Parenchymzellgruppen herumlegten. Diese kleinen Knäuel boten also schon das Bild, welches Vöchting[1]) beschreibt. — Wie wir oben gesehen haben, waren aber auf den späteren Schnitten durch die Knolle diese kleinen Knäuel nicht mehr vorhanden. Wie nun dieselben mit dem gesammten übrigen unregelmässigen Faserverlauf in den in gewissem Sinne regelmässigen der späteren Schichten des Knollenholzkörpers übergingen, wie sich mit anderen Worten die dem Gesetz der Polarität wieder vollständig genügenden Knäuelsysteme (Tafel I, Figur 23 und 24) aus dem eben beschriebenen Zustand heraus entwickelten, das konnte auch hier nicht klar gelegt werden.

Vielfach erhielten sich bei den mit Knospen oder Sprossen versehenen Knollen auch in den späteren Schichten in der Richtung der Rückwärtsverlängerung des eingewachsenen Knospen- (resp. Spross-) Stammes noch Unregelmässigkeiten. Bei einer mehrjährigen Knolle liess sich die unter dem eingewachsenen Ende des Knospenstammms auftretende Parenchymmasse mit den daran sich anschliessenden gewundenen und geknickten Fasern, sowie einzelnen kleinen Knäueln durch alle Jahrringe hindurch bis an die Oberfläche des Holzkörpers verfolgen. — Oft bleiben in der angegebenen Richtung zwar Unregelmässigkeiten zurück; dieselben sind aber weniger bedeutend und bestehen nur darin, dass die Fasern mit ihren Enden unter einem grösseren oder geringeren Winkel zusammenstossen, so dass der Verlauf derselben (meist auf Querschnitten, zuweilen aber auch auf tangentialen und radialen Längschnitten) wie geknickt erscheint. Diese Erscheinung kann man zuweilen in allmählich schwächer werdendem Masse bis an die Peripherie des Holzkörpers der Knolle verfolgen; in einigen seltenen Fällen wurde sie schon mit unbewaffnetem Auge auf dem entrindeten Knollenholzkörper gesehen und hatte dann Aehnlichkeit mit einer auf kurze Strecke verlaufenden Naht. — In anderen Fällen endlich liessen die späteren Holzschichten der Knolle auch in der betreffenden Richtung keine besondere Unregelmässigkeit des Faserverlaufs mehr erkennen.

Dagegen kamen sonst noch Unregelmässigkeiten im Holzkörper der Knollen, besonders auch der knospenlosen, vor, welche nicht durch Knäuelsysteme oder Knäuelachsen zu erklären waren, und es sei hiermit ausdrücklich hervorgehoben, dass auch in den auf den Kern folgenden Schichten des Knollenholzkörpers nicht jegliche Unregelmässigkeit des Faserverlaufs auf Knäuelbildung zurückgeführt werden soll, sondern dass durch die Knäuelachsen und Knäuelsysteme nur der Bau der Knollen im allgemeinen seine

[1]) a. a. O. S. 396.

Erklärung findet, und dass dadurch ihr Faserverlauf im Grossen und Ganzen bedingt ist.

Wenn auch nach dem Vorstehenden bei der Knollenbildung sehr viele Complicationen auftreten können, so wurde andererseits ein so schroffer unvermittelter Uebergang vom Längsschnitt in den Querschnitt, wie ihn Sorauer[1]) zeichnet, bei Rindenknollen der Rothbuche nicht beobachtet.

Im Allgemeinen war merkwürdiger Weise der Bau der Knollen mit Knospen und Sprossen etwas regelmässiger als der Bau der knospenlosen Knollen.

Zu erwähnen wäre endlich nur noch, dass ähnliche Knäuelbildungen wie im Holzkörper so auch im Bast der Knollen gefunden wurden und zwar gerade an den Stellen, welche Knäueln des Holzkörpers gegenüber lagen.

Die Uebereinstimmung des histologischen Baus der Knollen mit den Resultaten Vöchting's besteht also, wie aus dem vorstehenden Abschnitt zu entnehmen ist, darin, dass das Zusammentreffen gleichnamiger Zellpole durch Knäuelbildung vermieden wird.

---

## Die Elementarorgane des Holzkörpers der Knollen im Einzelnen.

Wie der Faserverlauf im Knollenholzkörper den von Vöchting gemachten Beobachtungen entspricht, so zeigen auch die durch Maceration isolirten Elementarorgane desselben in ihrer Gestalt grosse Aehnlichkeit mit den von Vöchting beschrieben Zellformen[2]) aus der Geschwulst, welche er an einem Zweig von *Cydonia japonica* in der früher angedeuteten Weise künstlich erzeugt hatte.

Dass der Holzkörper der Buchenknollen im allgemeinen aus denselben Elementarorganen zusammengesetzt ist wie der des Buchenstammes, wurde schon früher bei der Besprechung der Bestandtheile der Knollen erwähnt. Sanio[3]) unterscheidet im secundären Holz der Rothbuche nur Holzparenchym, Tracheiden und Gefässe, bemerkt aber dabei das Fehlen von Spiralen in den beiden letzteren; nach Rob. Hartig[4]) dagegen besteht die feste Holzmasse der Rothbuche vorzugsweise aus Libriformfasern, er weist aber ausdrücklich darauf hin, dass die Libriformfasern und Tracheiden einander in der Gestalt sehr ähnlich seien und dass zwischen beiden Uebergangsformen vorkommen, „bei denen es sehr schwer ist, zu entscheiden, welcher Organform man sie zuzählen will.“ Obgleich nun bei den Rindenknollen diese Uebergangsformen noch viel häufiger als im regulären Buchenholz sich zeigten und obgleich dadurch eine strenge Unterscheidung zwischen Tracheiden und Libriformfasern unmöglich war, so wurde für diese Abhandlung doch die Hartig'sche Unterscheidung beibehalten und zwar aus dem Grunde, weil im regulären Buchenholz der Unterschied zwischen dem ausgeprägten Libriformfasertypus und dem ausgeprägten Tracheidentypus trotz aller Uebergangsformen doch ein so grosser war, dass das Fehlen einer unterscheidenden Benennung sich jedenfalls hier als Mangel fühlbar machen würde.

---

[1]) a. a. O. S. 728. Tafel XV, Figur 2.

[2]) a. a. O. S. 396.

[3]) Sanio, „Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkörpers“. Botanische Zeitung 1863. S. 402.

[4]) R. Hartig und R. Weber, „Das Holz der Rothbuche in anatomisch-physiologischer, chemischer und forstlicher Richtung“. Berlin 1888. S. 20 ff., besonders S. 22.

Wir wollen nun zunächst die Länge der Elementarorgane der Knollen mit der der Elementarorgane des Stammes vergleichen. Zu diesem Zwecke wurden ausgesprochene Libriformfasern und Gefässe gemessen. Als Vergleichsobjecte dienten: die auf Tafel I, als Figur 6 abgebildete knospenlose Knolle, sodann Holz aus dem etwa 60. Jahrringe eines Buchenstammstücks, der zweite und dritte Jahrring eines kräftigen Stammtheils von einem etwa 10-jährigen Buchenstämmchen und endlich der Holzkörper eines Kurztriebs von demselben. Dabei ergaben sich folgende Resultate:

| | Länge der Libriformfasern | Gefässe. |
|---|---|---|
| Knolle aussen (45. bis 49. Jahrring) | 0,468 | 0,315 |
| Knolle innen (2. und 3. Jahrring) | 0,513 | 0,358 |
| Aelteres Buchenholz (etwa 60. Jahrring) | 1,088 | 0,587 |
| Jüngeres Buchenholz (2. und 3. Jahrring) | 0,593 | 0,387 |
| Kurztrieb | 0,520 | 0,357 |

(Durchschnittszahlen von je 30 Libriformfasern und je 20 Gefässen.)

Aus den gegebenen Zahlen lässt sich erkennen, dass beim Anfang der Knollenbildung sich Elementarorgane von der Länge der in Kurztrieben vorkommenden bilden; in den nächsten Jahrringen (etwa bis zum 10. oder 15.) scheint diese Länge bei vielen Knollen etwas zuzunehmen, bald jedoch erfährt sie eine allmählige Abnahme, während in den entsprechenden Jahrringen im Stamm die Elementarorgane an Länge noch bedeutend zunehmen. Ausser diesen Durchschnittsgrössen zeigten sich, wenn auch verhältnissmässig selten, Organe von ganz besonders auffallender Kürze; dies trifft besonders für Gefässe zu. Ein solch ausserordentlich kurzes Gefäss zeigt die Figur 16 auf Tafel II, dabei besitzt dasselbe aber einen unverhältnissmässig langen Fortsatz. (Fig. 16 a).

Die Gestaltsveränderungen, welche die Elementarorgane des Knollenholzkörpers mit Ausnahme der Markstrahlzellen gegenüber denjenigen des regulären Buchenholzes zeigen, sind hauptsächlich von dreierlei Art. Sie bestehen in Krümmungen, Sprossungen und Einbuchtungen.

An den Krümmungen nehmen sämmtliche Elementarorgane des Holzkörpers, welche zum Gefässbündelsystem gehören, theil. Die Krümmungen zeigen sich, wie zu erwarten ist, am deutlichsten in der Nähe eines Knäuelcentrums. Dort kommt es vor, dass Fasern, welche sehr häufig zu den Uebergangsformen zwischen Libriform und Tracheiden gehören, vollständig kreisförmig gekrümmt sind, so dass sie mit ihren eigenen Enden sich berühren oder über einander greifen, wie dies in den Figuren 6 bis 8 auf Tafel II dargestellt ist. Derartige Zellen umschliessen dann unmittelbar den Parenchymcylinder der Knäuelachse. Eine ganz eigenthümliche Form der Krümmung weist die in Figur 10 derselben Tafel dargestellte Libriformfaser auf. Häufig erscheinen unmittelbar am Parenchymcylinder der Knäuelachse auch Gefässe, bei welchen zwar starke Krümmung, nie aber die vollständige Ringform beobachtet wurde (Figuren 17 bis 19 der Tafel II). Mit der Entfernung von der Knäuelachse wird die Krümmung der Elemente in der Regel geringer, sie haben eine gestrecktere Form und nehmen gewöhnlich auch an Länge zu. Eine ausserge-

wöhnlich lange Libriformfaser in nicht allzu grosser Entfernung vom Knäuelcentrum sieht man in Figur 28 der Tafel II. Die gewöhnliche Grösse und Krümmung der Elemente in ungefähr derselben Entfernung vom Knäuelcentrum zeigen die Figuren 24 bis 26 derselben Tafel, wovon Figur 26 eine Holzparenchymreihe darstellt. Andere gekrümmte Holzparenchymzellen aus der Nähe eines Knäuelcentrums sind wiedergegeben in den Figuren 12, 13 und besonders 14 der Tafel II.

Aber nicht nur durch das Knäuelcentrum kann eine Krümmung der Elemente veranlasst werden, sondern auch durch das bei den Knollen überhaupt in der Regel viel reichlichere, zuweilen massenhafte Markstrahlparenchym, zwischen welchem sich die Fasern wellenförmig hindurchwinden. Eine dadurch verursachte Krümmung von Libriformfasern zeigen auf Tafel II die Figuren 29 und 30.

Unter Sprossungen werden hier Bildungen verstanden, welche das Aussehen von Auswüchsen an den betreffenden Zellen haben. Hierher sind dann auch Gabelungen und besondere eigenthümlich geformte Fortsätze von Zellen zu zählen. Derartige Erscheinungen sind an den Figuren 15, 20, 22, 23, 27 mit 27*a* und 32 bis 36 auf Tafel II zu sehen. Sprossungen konnten nur an Holzparenchym, Libriformfasern und Tracheiden, nicht aber an Gefässen beobachtet werden, wenn man nicht eigenthümliche Formen von Gefässenden, wie sie Figur 18 auf Tafel II zeigt, in diese Kategorie rechnen will. Von den Sprossungen lässt sich im Allgemeinen sagen, dass sie um so häufiger auftreten, je unregelmässiger, welliger oder gewundener der Faserverlauf ist; es entstehen dadurch oft ganz sonderbare Verzerrungen der betreffenden Zellen, wie dies die Figuren 20 und besonders 22 der Tafel IV aufweisen. Als besondere Eigenthümlichkeit ist hier anzuführen, dass bei Sprossungen, deren grösste Längenausdehnung eine andere Richtung einhält als die Hauptachse der Zelle, sich die Tüpfelung, welche bekannntlich nach einer linksläufigen Spirale angeordnet ist, nicht nach der Richtung der Hauptachse der Zelle, sondern nach der der grössten Längenausdehnung des Sprosses richtet; ein derartiges Beispiel zeigt Tafel II in Figur 23. Einen ganz sonderbaren Fall von Sprossbildung gibt auch Figur 27 mit 27*a* wieder, indem dort der Spross soweit umgebogen ist, dass er an seinem Ende der Hauptachse der Zelle wieder anliegt. Sprossungen kommen aber nicht nur in den Knollen, sondern auch in ganz jungen normalen Buchenzweigen vor; so wurden die in Figur 39 und 40 dargestellten im macerirten Holzkörper eines einjährigen Zweiges mit noch ziemlich vielen anderen ähnlichen gefunden.

Während die Sprossungen in der Hauptsache Hervorragungen über die gewöhnliche Oberfläche der Zelle darstellen, welche sich in der Regel von dem Hauptstamm der Zelle unter einem grösseren oder kleineren Winkel abheben, sind die Einbuchtungen meist ausgerundete Einsenkungen in die Oberfläche der betreffenden Zellen, wie aus Figur 25 mit 25*a* auf Tafel II zu ersehen ist. Doch kommen vielfach auch eigenthümliche Uebergänge zwischen Sprossungen und Einbuchtungen vor, solche sind dargestellt in den Figuren 11 bis 13, sowie 37 und 38 der Tafel II. Sowohl diese Uebergänge als die eigentlichen Einbuchtungen waren regelmässig ausgefüllt von Markstrahlparenchym. In Figur 13 haben wir eine Holzparenchymzelle mit einer solchen Einbuchtung, in welcher eine Markstrahlzelle liegt. In spitze Winkel der eigentlichen Sprossungen (Tafel II, Figuren 33 bis 35) dagegen griffen häufig Organe des Gefässbündelsystems, besonders Tracheiden und Libriformfasern ein. Auch an den Einbuchtungen schienen die Gefässe nicht theilzunehmen.

Mit den Einbuchtungen verwandt, aber doch von ihnen zu unterscheiden, sind Bildungen, welche vielleicht passend als Einschnürungen bezeichnet werden. Dieselben sind dargestellt in den Figuren 28 mit 28*a* und 31 auf Tafel II.

Nun ist noch eine Gestaltveränderung zu erwähnen, welche aber nur bei bandförmigen Tracheiden[1]) vorzukommen scheint. Dieselbe besteht in einer Torsion, wie sie die Figuren 41 u. 42 der Tafel II zeigen.

Endlich wäre noch kurz auf das Parenchym der Knollen einzugehen. Dasselbe besteht sowohl aus Holzparenchym als auch aus Markstrahlparenchym. Das erstere hat, abgesehen von den oben angegebenen Veränderungen in Grösse und Gestalt, denen es wie die anderen Organe des Gefässbündelsystems unterliegt, die gleiche Beschaffenheit wie im Holzkörper des Stammes. Doch fiel es auf, dass sowohl beim Holz- als beim Markstrahlparenchym zweierlei Arten auftraten, die sich durch ihre Tüpfelung unterschieden; während nämlich die meisten parenchymatischen Elemente kleine einfache Tüpfel zeigten, fanden sich auch solche mit länglichen grossen einfachen Tüpfeln; dies lehren die Figuren 43 bis 45 auf Tafel II; letztere Figur stellt zugleich den Unterschied der beiden Arten im Markstrahlparenchym deutlich dar. Bei genauer Untersuchung wurden aber die beiden Formen auch im normalen Holz des Buchenstammes beobachtet; zugleich waren ähnliche Tüpfel, wie die grossen des Parenchyms, auch in Gefässen vorhanden, so z. B. in den auf Tafel II als Figuren 17 bis 19 abgebildeten. R. Hartig sagt über die Tüpfelung der Gefässe unter Anderem: „Wo das Gefäss an andere Organe angrenzt, entspricht Zahl, Form und Gruppirung ihrer Tüpfel dem Charakter der angrenzenden Organe.“[2]) Nun zeigte sich aber auf Schnitten, dass diese grösseren Tüpfel im Parenchym nur da erschienen, wo dieses an Gefässe grenzte, während beim Angrenzen desselben an andere Organe, insbesondere an Parenchym selbst, die Tüpfel klein waren. Ausserdem liess sich auf radialen Längsschnitten beobachten, dass dort, wo Markstrahlzellen an Gefässe grenzten, entweder die Tüpfel der Markstrahlzellen sich vergrösserten, ohne jedoch ganz die Grösse der entsprechenden Gefässtüpfel zu erreichen, oder dass mehrere kleinere Tüpfel der Markstrahlzellen (bis zu drei) einem grösseren Tüpfel des Gefässes entsprachen; dies sehen wir in Figur 47 auf Tafel II. Dass die grösseren Tüpfel den Gefässen, die kleineren den Markstrahlzellen zugehörten, bewies ein tangentialer Längsschnitt, von welchem Figur 48 derselben Tafel das Wesentliche wiedergibt. So trifft die Beobachtung Hartig's jedenfalls für das Angrenzen von Gefässen an Parenchym nicht immer zu.

Bezüglich der Markstrahlzellen der Knollen ist insbesondere noch hervorzuheben, dass sie fast ausnahmslos nur aus kurzen Zellen bestanden, wie sie die Figur 45 der Tafel II im Radialschnitt und Figur 46 daselbst im Tangentialschnitt zeigt. Gestreckte, zugespitzte Formen, wie sie in den grossen Markstrahlen des Stammes vorkommen, finden sich in den Knollen nur selten und nie so ausgebildet wie im Stamm.

Tübingen, Botanisches Institut.

---

[1]) Vergl. R. Hartig und R. Weber a. a. O. S. 23.

[2]) a. a. O. S. 22 unten, vorletzter Abschnitt.



## Figuren-Erklärung.

Tafel I. Sämmtliche Figuren nach Photographien.

Figuren 1—4. Stammtheile von jungen (10- bis 15jährigen) Buchen mit kleinen knospenlosen Knollen; Figur 2 ein Gipfeltrieb. In $^{5}/_{7}$ der natürlichen Grösse.

Figuren 5—12. Von der Rinde des Mutterstammes glatt überzogene knospenlose Knollen $1^{1}/_{2}$fach vergrössert.

Figuren 13—22. Knollen, welche Knospen oder Sprosse tragen. $1^{1}/_{2}$fach vergrössert.

Figuren 23 und 24. Knäuel aus grösseren Knollen. Etwa 28fach vergrössert. Nach Mikrophotographien.

Tafel II.

Figuren 1 und 2. Umrisse von Schnitten durch die Knollen und benachbarte Gewebepartieen des (im November geschnittenen) Gipfeltriebs (Tafel I, Figur 2): Figur 1 Querschnitt durch Knolle a, Figur 2 Längsschnitt durch Knolle b und die darunter befindliche kleinere Knolle; pd Periderm, rp Rindenparenchym, hb Hartbast, b Weichbast, hk ein Theil vom Holzkörper des Triebs; hb' Hartbast, b' Weichbast, hk' Holzkörper der Knollen. Die auf Figur 2 im Knollenholzkörper punktirt umgrenzte Stelle bezeichnet den Ort, wo Spiralgefässe gefunden wurden. Mit dem Oberhäuser'schen Zeichenapparat gezeichnet. Vergrösserung 30fach.

Figuren 3 und 4 schematisch: radiale Längsschnitte durch knospenlose Knollen mit einigen Jahrringsgrenzen.

Figur 5. Umrisse eines radialen Längsschnittes durch eine 4jährige Knolle mit eingewachsenem Knospenstamm. Vergrösserung etwa 10fach.

Figuren 6—10. Ringförmig oder spiralig gebogene Fasern, welche sich an Knäuelcentren fanden. Wie die übrigen Figuren dieser Tafel (mit Ausnahme von Figuren 47 und 48) durch Maceration isolirt und mittelst des Oberhäuser'schen Zeichenapparats gezeichnet. Vergrösserung c. 280fach.

Figur 7. Gekrümmte Tracheide mit Einbuchtung. Vergrösserung c. 280fach.

Figuren 12—15. Holzparenchymzellen aus dem Holzkörper einer Knolle. In der Einbuchtung der Figur 13 eine Markstrahlzelle. Vergrösserung c. 280fach.

Figur 16. Auffallend kurzes Gefäss mit langem Fortsatz; der letztere in Figur 16*a* stärker vergrössert. Vergrösserung c. 100fach.

Figuren 17—19. Gefässe aus der unmittelbaren Nähe eines Knäuelcentrums. Vergrösserung c. 280fach.

Figuren 20—23. Fasern aus weniger regelmässig gebildeten Knäueln mit eigenthümlichen Fortsätzen und Biegungen. Vergrösserung c. 280fach.

Figuren 24—30. Verschiedene Zellformen mit allerlei Unregelmässigkeiten aus der Umgebung eines Knäuelcentrums. Vergrösserung c. 100fach. Dazu die stärker vergrösserten Theile: Figur 25*a* Einbuchtungen; Figur 27*a* umgebogener Fortsatz; Figur 28*a* Einschnürung; Vergrösserung c. 420fach.

Figur 31. Fasertheil mit Einschnürung. Vergrösserung c. 280fach.

Figuren 32—36. Faserenden mit verschiedenen Sprossungen. Vergrösserung c. 280fach.

Figuren 37 und 38. Faser und Faserende mit Uebergangsform zwischen Sprossung und Einbuchtung. Vergrösserung c. 280fach.

Figuren 39 und 40. Faserenden aus dem Holzkörper eines einjährigen normalen Buchenzweiges. Vergrösserung c. 420fach.

Figuren 41 und 42. Enden bandförmiger Tracheiden mit Torsion aus einer Knolle. Vergrösserung c. 280fach.

Figur 43. Holzparenchymzelle mit grossen Tüpfeln; Figuren 44—46. Markstrahlzellen mit grossen und kleinen Tüpfeln aus Knollen. Vergrösserung c. 420fach.

Figuren 47 und 48. Partien aus einem Radial- und einem Tangentialschnitt durch normales Buchenholz, die Tüpfelung beim Aneinandergrenzen von Markstrahlzellen und Gefässen zeigend. Vergrösserung ebenfalls c. 420fach.

---

Druck von Gebrüder Gotthelft in Cassel.




SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00611 1736